А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLVIII

5

МАЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1963 ЛЕНИНГРАД

Адрес Редакции: Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1, Издательство Академии наук СССР, Редакция «Ботанического журнала»

Л. Ф. Сидоров

РАЗВИТИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ПАМИРА В ПОСЛЕЛЕДНИКОВОЕ ВРЕМЯ

(Получено 6 III 1962)

Пути формирования растительности Памиро-Алая намечены еще только в самых общих чертах, что неоднократно вызывало справедливые нарекания. При дальнейшей разработке этой проблемы целесообразно опираться на вполне определенные принципы, подтверждающиеся все более по мере накопления фактов. В этом отношении мы отдаем предпочтение взглядам А. Н. Краснова (1888), В. Н. Васильева (1946, 1961), Ан. А. Федорова (1942, 1952, 1957, 1958) и других сторонников преимущественно автохтонного развития флористических комплексов, исходящих из единства закономерностей в изменениях растительности в прошлом и настоящем.

Для познания происхождения растительного покрова Памира [1] большое значение имеют работы Е. П. Коровина (1934, 1958, 1961), Н. Ф. Гончарова и П. Н. Овчинникова (1935), Н. Ф. Гончарова (1936), С. А. Невского (1937), П. Н. Овчинникова (1940, 1946, 1955), А. И. Толмачева (1944, 1948, 1949, 1958), Е. М. Лавренко (1946, 1956, 1961), Ю. С. Григорьева (1951, 1955) и М. Г. Попова (1958а, 1958б).

Ботанические, геологические и археологические исследования последних лет дают все большее количество конкретных данных по послеледниковой истории растительности этой части высоких нагорий Центральной Азии. Для правильной интерпретации новых фактов необходимо оценить особенности предшествующих этапов ее генезиса.

Огромное влияние на развитие всего природного комплекса гор имели древние оледенения плейстоцена. Их воздействие на растительность Памиро-Алая с большой убедительностью показал А. И. Толмачев (1944). Имеющиеся в нашем распоряжении материалы подтверждают важнейшие выводы этого автора (Сидоров, 1959а, 1959б, 1960а, 1960б, 1961а); среди них — положение о существовании по крайней мере двух эпох древнего оледенения Памира, причем предшествующая (максимальная) фаза наступления ледников была гораздо более мощной, чем последующая; затем, вывод об отсутствии покровных оледенений всей территории этой области и непрерывном ходе формирования растительности. Оледенения носили здесь преимущественно горнодолинный характер, и только в отдельных районах существовали крупные ледниковые узлы (например, в верховьях р. Аксу, у перевала Койткзек, на Музкольском хребте и в других местах, главным образом по окраинам Памира). Наличие достаточно больших свободных от ледников пространств дает основание предполагать, что некоторые

---

[1] Собственно Памиром мы считаем лишь восточную половину Горно-Бадахшанской автономной области (ГБАО) и примыкающие территории Китая, вплоть до Кашгарского хребта (Западного Куньлуня). Этот природный регион нередко называется в литературе «Восточным Памиром». Западные районы ГБАО («Западный Памир») являются, по нашему мнению, частью Бадахшана.

Памир и Бадахшан относятся соответственно к Центральной и Передней Азии, и их невозможно объединять в рамках единого природного региона, как это следовало бы делать при употреблении наименований «Восточный и Западный Памир» (см. по этому вопросу Иванов, 1885; Наливкин, 1932, 1936, 1948, 1959; Станюкович, 1952; Сидоров, 1960а, 1960б, 1961а, 1961б; Луканенкова и Сидоров, 1961а, 1961б). Эти положения имеют большое палеогеографическое значение, поэтому мы особо подчеркиваем, что в настоящее время все большее число исследователей относит Памир («Восточный Памир») к Центральной Азии (Райкова, 1936, 1945; Четыркин, 1950, 1958; Гвоздецкий, 1959; Грубов, 1959; Синицын, 1959, и др.).

ксерофиты, обитавшие здесь в плиоцене, могли пережить время максимального распространения глетчеров непосредственно в пределах этой области.

Современный растительный покров Памира, как известно, наиболее ксерофилизован по сравнению с другими высокогорьями Советского Союза. Поэтому пути формирования ксерофитов в данном случае заслуживают особого внимания.

Сохранению и дальнейшему развитию ксерофитной растительности в Памиро-Алае способствовали длительность и значительная сухость последнего межледниковья, с одной стороны, и сравнительно небольшие размеры завершающей фазы плейстоцена, с другой. Имеются неоспоримые геологические и геоморфологические данные о продолжительности сухой эпохи, соответствующей последнему межледниковью (Бурачек, 1934; Толмачев, 1944). Филогенетические связи представителей трагакантников, тимьянников, колючетравий, объединяемых понятием «нагорные ксерофиты», с горными мезофильными исходными типами третичного периода свидетельствуют об их недавней ксерофилизации (Невский, 1937; Сидоренко, 1949; Григорьев, 1951; Лавренко, 1961; Коровин, 1961). Об этом же можно судить по их довольно высокой требовательности к почвенному увлажнению (Коровин, 1934; Толмачев, 1949). По мнению А. И. Толмачева (1944, 1948, 1949), они могли приобрести достаточную ксероморфность именно в последнее межледниковье, в котором поэтому и достигли расцвета и наибольшего распространения.

В настоящее время на Памире представители «нагорных ксерофитов» сохранились лишь в отдельных убежищах. Таковы колючие подушки *Acantholimon pamiricum* Czerniak. ex Lincz. у западных его пределов близ оз. Яшилькуль, в долине Харгуш и урочище Чечекты, *A. varivtzevae* Czerniak. на западе области под перевалом Харгуш, *Acantholimon* sp. (aff. *A. borodinii* Krassn.) в скалах массивов Акташ и Аюджолу; *Cousinia lachnopoda* Juz., *C. rava* C. Winkl., *C. semidecurrens* C. Winkl., встречающиеся также по западным окраинам Памира; *Thymus diminutus* Klol. на галечниках рр. Каракуль, Аюджол и Кичик-Аюджолу на-юго-востоке нагорья и некоторые другие растения.

По-видимому, широкое распространение в засушливых континентальных горных областях внутренней Азии *Carex stenophylloides* V. Krecz. (*C. duriusculiformis* V. Krecz., см. Егорова, 1959) можно отнести также к последнему межледниковью. В пользу такого допущения говорит, с одной стороны, принадлежность ее к широко представленному в предгорьях и на равнинах Передней и Средней Азии «полусаванновому» типу растительности (Овчинников, 1940), который называют также «саванноидами» (Рубцов, 1952) и «субтропическими степями» (Сочава, 1956);[1] однако сообщества указанной осоки встречаются на Памире в альпийской ступени на абсолютных высотах порядка 4400—4500 м. Интересно, что в альпийских ценозах *C. stenophylloides* весьма обычен *Poa zaprjagajevi* Ovcz., близко родственный эдификатору «субтропических степей» предгорий — *Poa bulbosa* L., и постоянно участвуют эфемеры (*Veronica biloba* L., *Polygonum mollieforme* Boiss. и др.). Кроме того, эти фитоценозы приурочены только к местообитаниям с повышенным весенним увлажнением, и у эдификатора-доминанта нередко наблюдается осеннее возобновление вегетации после полного отмирания надземных органов в период летней засухи. Перечисленные признаки не оставляют сомнений, что сообщества обитающей на Памире эфемероидной *C. stenophylloides* являются дериватами «субтропических степей». И как ни молод, по мнению Овчинникова (1940), данный тип растительности, он или его модификации, судя по наличию в альпийской ступени *C. stenophyllodes* и *Poa zaprjagajevi*, были достаточно широко распространены на склонах поднимавшихся горных систем Памиро-Алая в межледниковье и несколько позже (вероятно, вплоть до среднего голоцена, что будет показано дальше).

Становление и расцвет рассмотренных выше относительно ксерофитных растений и сообществ связаны с сухим последним межледниковьем. Однако процесс «приспособления» их к сухости воздуха начался, по-видимому, еще в третичном периоде. Косвенным подтверждением этого можно считать сосуществование в современную эпоху «молодых» ксерофитов с гораздо более древними, не имеющими филогенетических связей с мезофитными исходными типами. Последние пережили на Памире или в непосредственной близости от него весь плейстоцен, будучи уже вполне «сформировавшимися» ксерофитами. Несомненно, что степень их ксерофитности также претерпела изменения, но рассмотрение этого вопроса не входит в нашу задачу в настоящей работе.

На Памире, в долинах Мургаба, Карасу, Акбайтала, Аличура и в ряде других, встречается чий блестящий — *Lasiagrostis splendens* (Trin.) Kunth. Он довольно широко распространен на подгорных равнинах, у подножия гор, в низкогорьях, реже в среднегорьях Передней, Средней и Центральной Азии и к северу от них в степях Поволжья, Казахстана, юга Сибири. Его генезис Овчинников (1955) связывает с особым, ныне

[1] Последнее название, как нам представляется, правильнее других передает генетические связи этого типа растительности, его синэкологические особенности и отличия от бореальных степей.

исчезнувшим, типом неогеновой растительности — «тургайскими палеопрериями». То, что чий является осколком третичного, существовавшего в пределах его современного ареала, типа растительности очевидно. Присущее ему морфологическое строение явно аналогично крупнодерновинным злакам прерий и саванн. Унаследовав от последних общий габитус и сравнительно высокую требовательность к влажности субстратов, чий блестящий приспособился, по мере нарастания суровости природных условий, к холоду. Это ему так «удалось», что до сих пор он сохранился отдельными экземплярами и небольшими группами в памирских высокогорьях. Правда, местообитания его удалены друг от друга на значительные расстояния, и злак этот явно угнетен. Здесь его генеративные побеги лишь изредка достигают 1—1.5 м, тогда как в предгорьях и на равнинах чий в густых зарослях обычно имеет высоту до 3—4 и более метров. На Памире этот дериват «палеопрерий» зафиксирован до абсолютных высот порядка 4100 м (например, в долине Кызылрабат).

В том же ряду ксерофитов, переживших последнее оледенение и достаточно широко распространенных на Памире ранее, следует рассматривать *Nitraria schoberi* L. История данного рода служила предметом дискуссии, и по мнению таких выдающихся флористов, как В. Л. Комаров (1908), М. Г. Попов (1958б) и М. М. Ильин (1946, 1958), генезис *Nitraria* относится к мелу или началу третичного периода, когда был уже развит тип *N. schoberi*. Недавно Е. Д. Заклинская (1958) на пыльцевых спектрах южного Турана и Приаралья подтвердила наличие пыльцы этого рода в среднем эоцене. *N. schoberi* собрана у западной окраины Памира в урочищах Чечекты и Карасу и отмечена в виде единичных экземпляров и небольших групп в Кызылрабатском районе. Зафиксирована она и поблизости от последнего на территории китайского Тагдумбаш-Памира в долине Пистан (Пустан на современных картах). Обычно местообитания этой селитрянки укрыты выступами коренных пород или находятся в глубоких ложбинах морен и шлейфов склонов, в саях и т. п. *N. schoberi* несомненно невысокогорное, редкое и реликтовое для Памира растение.

Сюда же относится и одно из основных фоновых растений памирских полупустынь — терескен — *Eurotia ceratoides* (L.) C. A. M. s. l. Обширнейший ареал с характерными хиатусами, простирающийся от Пиренейского полуострова и Северной Африки до Северного Китая, исключает возможность сомнений в его древности и принадлежности к палеогеновой «флоре Тетиса» М. М. Ильина. История этого рода восходит к верхнему мелу (Ильин, 1946). Вместе с тем при такой древности поразительна амплитуда его приспособительных возможностей. Это растение преимущественно степей и полупустынь, являющееся эдификатором субальпийской растительности Памира, мы не раз встречали среди тугаев Бадахшана и в альпийской ступени до абсолютных высот в 4600 м. Вместе с тем, прежде чем оценивать терексен как типично высокогорный элемент и показатель условий памирских высокогорий, как это иногда делают (Агаханянц, 1958, 1959), следует учесть, что его экологическая пластичность позволяет ему выступать в роли доминанта в растительном покрове весьма отдаленных от Памира и отнюдь не высокогорных стран (Луканенкова, 1963). Если рассматривать его в рамках всего ареала, то неизбежно придется признать, что этот выходец из «Флоры Тетиса» древнее гор, вместе с которыми он поднялся и где сохранился иногда на больших высотах благодаря своей экологической пластичности и ослабленной конкуренции со стороны других растений. В пользу такого мнения свидетельствует и сравнение обычных для Памира низкорослых полукустраничков редко более 15—20 см высотой, и полутора-двухметровых экземпляров того же терескена, встречающихся в Бетпакдала, Муюнкумах и других невысокогорных местообитаниях.

Аналогичные примеры можно умножить, но и приведенные случаи обитания в высокогорьях невысокогорных растений (или растений невысокогорного генезиса) и их сообществ со всей очевидностью говорят, что поднятие, наряду с оледенением, также играло существенную роль в изменении природных условий в течение четвертичного периода в пределах Памира и сопредельных областей. В специальной литературе можно найти много фактов, свидетельствующих о темпах и масштабах новейшей тектоники (Забиров, 1955; Бархатов, 1959; Чедия и Васильев, 1960, и др.). Р. И. Селиванов (1957) оценивает амплитуду поднятий для собственно Памира за время плейстоцена в 600—700 м. По нашему мнению, эти данные несколько преуменьшены, хотя и такое поднятие могло обусловить значительное похолодание климата к концу ледникового периода.

Однако если бы атмосферное увлажнение в эпохи максимальной фазы оледенения (Q_2 — по принятой для Памира геологической шкале) и его последней (Q_3) фазы было одинаковым, то на конец плейстоцена в связи с поднятием должно было бы прийтись наибольшее развитие глетчеров. Геоморфологические данные говорят об обратном, о сравнительно небольших размерах последнего оледенения (Наливкин, 1916, 1932, 1936; Корженевский, 1930, 1936; Попов, 1932; Клунников и Стратанович, 1933; Клунников, 1935; Забиров, 1955; Сидоров, 1959б, 1960а, и др.). Следовательно, с начала квартера и по крайней мере до конца ледникового времени наряду с поднятием имело место прогрессировавшее иссушение. Последнее для Памира обусловливалось также нарастанием горного обрамления, постепенно перехватывавшего все большее количество осадков, ранее доходивших до его внутренних районов как с запада, так и с юга. Это является еще одним доводом в пользу того, что ледники максимального и последнего оледенения сократились только из-за уменьшения атмосферного увлажнения. Этот процесс не могло остановить интенсивное поднятие Памира. Тектонические движения могли лишь вносить коррективы, подчас крупные, но не решающие, в изменения природной обстановки, обусловленные общепланетарными процессами.

Таким образом, конец плейстоцена характеризуется более холодными и сухими условиями, чем существовавшие в его начале и апогее.

Вместе с тем последняя фаза ледникового периода, как и все древние оледенения, несомненно связана с повышенным атмосферным увлажнением, которое выражалось, однако, сравнительно небольшими величинами и не привело к исчезновению ксерофитов. Более того, скромные размеры последнего оледенения и длительность предшествовавшей сухой эпохи дают основания предполагать, что к началу голоцена в соответствующих местообитаниях на Памире могло быть представлено большинство современных растительных формаций. Но они имели обогащенный состав и иное ландшафтное значение, чем в наши дни. Этот вывод, сделанный на основании имеющегося в нашем распоряжении фактического материала (Сидоров, 1960б, 1961б), подтверждают и впервые полученные для Памира в самое последнее время данные палинологии. М. М. Пахомов (1961 : 1191) в образцах озерных глин, взятых в моренах последнего оледенения на юго-востоке данной области, обнаружил много пыльцы терескена.

Вероятно, в начале голоцена достаточно широко были представлены и отсутствующие ныне типы растительности, например «субтропические степи», заросли чия, и, как мы покажем далее, фитоценозы тростника, арчи, шиповника, ивняки и другие сообщества, широко распространенные ниже высокогорной зоны (в которой ныне целиком находится Памир) и для последней обычно не характерные.

Вообще, отдельные представители и группировки невысокогорной растительности и различные дериваты более мягких высокогорных условий сохранились в пределах Памира главным образом в различных убе-

жищах. Особенно много таких убежищ на юго-востоке данной области в Кызылрабатском районе (о районировании Памира см. Сидоров, 1960б). Здесь в скалах горного массива Акташ произрастают кустарники *Cotoneaster uniflora* Bge., *Rosa webbeana* Wall. aff., *Lonicera pamirica* Pojark., *Rhamnus minuta* Grub., *Berberis kaschgarica* Rupr. Два последних вида обнаружены также в скалах гор Аюджолу (левобережье р. Аксу ниже слияния с р. Кызылрабат). Эти растения сохранились, как правило, на склонах южной экспозиции под прикрытием скал и камней (Луканенкова и Сидоров, 1961а, 1961б; Луканенкова и Халиков, 1962).

В устьевых частях долин верхних притоков р. Аксу — Шинды, Каракуль, Ханюлы, Кичик-Аюджолу, тальвеги которых глубоко врезаны в морены последнего оледенения, в их поймах, хорошо защищенных высокими крутыми скатами моренных холмов и склонами окружающих гор от ветров, имеются небольшие куртинки ивняков и отдельные экземпляры ив (*Salix oxycarpa*, *S. caesia*, *S. schugnanica* Görz.). У кишлака Шаймак в горячих источниках и около них широко представлен тростник обыкновенный — *Phragmites communis* Trin., имеющий карликовые размеры, и встречается осока густоколосая — *Carex pycnostachya* Kar. et Kir.

В других районах Памира из перечисленных выше растений отмечались: *Salix caesia* в низовьях Аличура, в переходной к Бадахшану зоне; *S. oxycarpa* в долине Пистан (Пустан), на территории Китая в районе Тагдумбаш-Памира, и снова в переходной зоне в низовьях Аличура, в урочищах Джамантал и Чечекты; *S. schugnanica* также в низовьях Аличура и в урочище Джамантал; *Berberis kaschgarica* в долинах левых притоков Мургаба — р. Карасу, Бузтере, Акархар (переходная зона); *Phragmites communis* от места слияния Аксу с Акбайталом и далее вниз по долине Мургаба (переходная зона) и в горячих источниках Джартыгумбеза; *Carex pycnostachya* у оз. Булункуль в термальных источниках (Сидоров, 1959а).

Указанные растения очень редки на Памире. Встречаются они преимущественно на юго-востоке области и у ее западных пределов, близ границы с Бадахшаном. Как правило, от Кызылрабата до ближайших местообитаний рассматриваемых видов имеется разрыв ареалов в 150—300 и более километров. В горах с их разнообразием условий это достаточно большие расстояния. Отсутствие промежуточных точек их произрастания, очевидно, говорит о невозможности заноса семян упомянутых растений ветром и птицами. Следовательно, растения эти являются реликтами прошлой более теплой и влажной эпохи. Иначе они были бы шире распространены и могли обитать вне убежищ. Находки *Carex pycnostachya* и *Phragmites communis* в горячих источниках подкрепляют такой вывод.

Из растений, не произрастающих в пределах Памира, за исключением Кызылрабата, обратим внимание на шиповник. *Rosa webbeana* обычна в среднегорьях соседнего Бадахшана на каменистых субстратах. Нередко ее можно встретить в зарослях шиповника — розариях. Последние характерны для ряда районов Таджикистана (Гончаров, 1937), где они сочетаются с тугаями, степями и другими типами растительности, на Памире полностью отсутствующими. Таким образом, *R. webbeana* также выступает в данном случае как дериват среднегорных условий и реликт более теплой и влажной эпохи.

К числу подобных свидетельств более мягких природных условий прошлого относятся и некоторые элементы растительного покрова Памира.

Это прежде всего полынники с преобладанием *Artemisia leucotricha* Krasch., представленные в субальпийской ступени отдельными фрагментами в различных депрессиях склонов, обращенных главным образом на север; они встречаются по западным окраинам области в бассейнах рр. Памир, Аличур, Беляндкиик, в котловинах озер Булункунь, Шоркуль (у Сасыккуля) и на юго-востоке области в Кызылрабатском районе.

A. leucotricha встречается только в местообитаниях, которые зимой бывают укрыты достаточно мощным снежным покровом. Ассоциируется она со степными и трагакантовыми растениями (колючие *Acantholimon pamiricum*, *Arenaria griffitii* Boiss. и др.), в меньшей степени с полупустынными элементами. За пределами Памира в соседнем Бадахшане указанные полынники наиболее широко распространены в «переходной зоне» (Лукаyенкова и Сидоров, 1961а), которую И. А. Райкова (1936 : 1) справедливо называла «полосой больших снегопадов». Таким образом, формация *A. leucotricha* явно тяготеет к местообитаниям с более мягкими условиями, чем современные типично памирские.

Степи с господством *Festuca sulcata* Hack. s. l. (*F. ganeschini* Drob.) имеют ряд общих черт с охарактеризованными выше полынниками. Они представлены на юго-востоке Памира полосой в несколько сот метров по пологим склонам северной и северо-западной экспозиции и у их подножья по моренам в бассейне правобережья верховьев Аксу. Степи располагаются в поясе наилучшего атмосферного увлажнения как летнего, так и, в особенности, зимнего. Полынники с *Artemisia leucotricha* встречаются здесь пятнами среди типчаковых степей. По составу и строению фитоценозы типчака Кызылрабатского района очень близки степной растительности Алайской долины. Только последняя распространена на уровнях, расположенных ниже на 800 и более метров, и комплексируется кое-где с арчевниками (Станюкович и др., 1956). Рассматривая типчаковые степи в целом, придется констатировать, что основная область их развития находится на равнинах, в предгорьях и низкогорьях.

Много аналогий с типчаковыми степями у луговой формации *Carex stenocarpa* Turcz. Она также встречается преимущественно на склонах северных румбов, в местообитаниях, прикрываемых зимой достаточно мощным снежным покровом. Наиболее распространены ассоциации данной осоки в Кызылрабатском районе, а также в долинах правых верхних притоков Аксу, где они местами преобладают на отдельных участках (например, в долинах Каракуль и Ханюлы) в альпийской ступени. Мелкие пятна *C. stenocarpa* отмечены на северном склоне Ваханского хребта и у западных пределов Памира в бассейне Аличура и Акбайтала. Фитоценотически луга с преобладанием этой осоки также близки алайским. Там особенно богат лугами с господством *C. stenocarpa* северный склон Заалайского хребта. Осока узкоплодная довольно широко распространена в Тянь-Шане, преимущественно в субальпийской ступени (Голоскоков, 1949; Рубцов, 1952). Всюду снежный покров достаточной мощности зимой является необходимым условием ее существования.

Рассмотренные выше реликтовые элементы растительности Памира также обнаруживают определенную зависимость от достаточно мощного зимнего снежного покрова. Вместе с тем современный климат этой части высоких нагорий Центральной Азии характеризуется крайне малой среднегодовой суммой осадков и весенне-летним их максимумом (Агроклиматический справочник по Таджикской ССР, 1959). Поэтому на субальпийских высотах зимы почти бесснежны или малоснежны. Постоянно наблюдается снежный покров только в альпийской ступени, где осадков несколько больше, и там нередко находят убежища кустарники (Луканенкова и Сидоров, 1961б). Кызылрабатский район, являющийся своеобразной «ловушкой» атмосферных осадков, выгодно отличается от остальной территории Памира более снежной зимой, что способствовало сохранению здесь дериватов более мягкой природной обстановки (Луканенкова и Сидоров, 1961а).

Из предыдущего изложения очевидно, что широкое распространение большинства упомянутых невысокогорных и высокогорных растений в настоящее время невозможно. Только более мягкие условия прошлого могли обеспечить непрерывность их ныне разорванных ареалов. Однако нет оснований предполагать возможность потепления на абсолютных

высотах порядка 4000 м, где сейчас произрастает изолированно ряд реликтов, и тем более при одновременном повышении атмосферного увлажнения, которое в высокогорьях неизбежно приводит к снижению снеговой линии и альпийской ступени. Следовательно, в период широкого расселения указанных выше редких растений днища основных долин не были еще подняты до современных уровней. Поэтому по ним, иногда вплоть до самых верховьев была распространена среднегорная растительность (например, по Аксу). О времени такого ее распространения можно судить по произрастанию на моренах последнего оледенения (возраст морен Q_3) *Nitraria schoberi*, *Salix oxycarpa*, *S. caesia*, *S. schugnanica* и других растений, которые могли поселиться здесь только после отступления ледников в начале голоцена. Затем в течение последнего произошло поднятие, и дериваты невысокогорной растительности «укрылись» в различных убежищах. Наряду с ними дериваты более мягких высокогорных условий уцелели лишь в виде отдельных фрагментов по западной периферии и на юго-востоке Памира.

В связи с этим обращают на себя внимание отдельные черты растительного покрова Памира, объяснение наличия которых одними современными природными особенностями нельзя считать исчерпывающим. Так, некоторую ксерофилизованность горных лугов субтропических широт Толмачев (1944 : 19) расценивает как древнюю и устойчивую их черту, связанную с особенностями климата этой зоны. Однако сопоставление памиро-алайских лугов с собственно памирскими убеждает в крайней ксерофилизованности последних. На фоне наблюдающейся в настоящее время деградации лугов Памира усиленная ксерофилизация представляется процессом, начавшимся достаточно давно, но не ранее последнего оледенения.

Сравнение состава субальпийских и альпийских лугов по жизненным формам обнаруживает значительно большее распространение на последних гемикриптофитов (Сидоров, 1959в, 1960б). Естественно связать это с лучшими условиями перезимовки в альпийской ступени. Однако гемикриптофиты встречаются и на бесснежных зимой субальпийских лугах Северного Памира. Учитывая, что сообщества их нередко находятся в явно угасающем состоянии, придется признать таковые наследием более снежных зим прошлого. Из гемикриптофитов в этом отношении особенно показательно распространение и состояние на субальпийских лугах кобрезий. Ценозы *Kobresia pamiroalaica* N. Ivan. формируются только в местах, покрываемых зимой снегом, и соответственно встречаются лишь на Южном Памире. На Северном Памире единичные экземпляры этого растения очень редки. *Kobresia cappilliformis* N. Ivan. также обнаруживает сильную зависимость от наличия снежного покрова. На почти бесснежных луговых массивах севера области (например, в Субаши, Кульбаши, Караарте) она сильно угнетена, и ее роль в травостое ничтожна, тогда как на юге (массивы Акташ, Аличур) ассоциации ее занимают до 25% площади лугов.

В свете данных, полученных путем анализа особенностей ныне существующих элементов растительности, новое значение приобретают многие находки археологов. Среди них прежде всего остатки растений и животных и изображения последних.

Наиболее древними из известных к настоящему времени являются находки древесных остатков в «кострищах» и очагах стоянки человека каменного века в урочище Ошхона. Здесь В. А. Рановым при раскопках обнаружены многочисленные (несколько тысяч) каменные орудия мезолитической эпохи, остатки очагов с углями и костями животных вокруг них. Угли были определены нами и И. А. Шилкиной. Оказалось, что человек среднекаменного века использовал как топливо березу (*Betula* sp.), арчу (*Juniperus* sp.) и терескен (*Eurotia ceratoides*). Стоянка Ошхона расположена в одном из самых суровых мест Памира, в бассейне верховьев

Маркансу, на абсолютной высоте 4100 м. Ближайшие местообитания арчи и березы находятся на расстоянии более 100 км в долинах Беляндкиика и Саукдары, за непроходимыми (напрямик) высокими гребнями и ледниками хребта Зулумарт, а также на северном склоне Алайского хребта, за двумя хребтами — Заалайским и Алайским и Алайской долиной. Доставка оттуда топлива на охотничью сезонную стоянку людьми мезолита маловероятна. На стоянке обращают на себя внимание очаги открытого типа, использование которых на Памире сегодняшних дней с его суровым климатом, а особенно на Маркансу, где летом ветры отличаются особенным постоянством и силой, совершенно исключается. Следов каких-либо жилищ, даже самых легких, не обнаружено. В современных условиях плохо одетый человек каменного века жить, хотя бы короткий срок, в открытом месте на Маркансу не смог бы. Все это говорит о более мягких природных условиях в мезолите (Ранов и Сидоров, 1960). С. В. Бутома определил радиоуглеродным методом абсолютный возраст древесных углей со стоянки Ошхона в 9530 ± 130 лет. Значит, мезолитический человек здесь обитал в восьмом тысячелетии до нашей эры, в первой половине голоцена. В те времена, по всей вероятности, его стоянка помещалась в тугайных зарослях на берегу р. Ошхонаджилга (ныне маленький ручеек, не имеющий постоянного стока летом и безводный остальное время года). В тугае росла, нужно полагать, не только береза, но и тополь, ива, облепиха и другие породы. Подобные тугайные заросли в настоящее время существуют на абсолютных высотах не более 3500—3600 м (например, в долинах Беляндкиика и Зап. Пшарта). Отдельные экземпляры березы изредка встречаются на высоте до 3700—3800 м, но они скорее являются свидетельствами поднятия, а не показателем нормальных условий произрастания тугаев. Следовательно, за 9500 лет стоянка Ошхона поднялась не менее чем на 500—600 м.[1]

Интересно использование на топливо жителями стоянки Ошхона, наряду с березой и арчей, терескена. В Бадахшане, Алае и Западном Куньлуне, в наиболее близких к верховьям Маркансу районах современного произрастания тугаев и арчевников они сочетаются со степями и терескенниками (Станюкович и др., 1956; Юнатов, 1961; Луканенкова, 1963). Поэтому можно допустить, что природные условия начала голоцена на Памире были близки к современным условиям в среднегорьях указанных районов.

О существовании на Памире и несколько позднее более мягких, чем современные, условий говорят наскальные рисунки грота Шахты, датируемые мезолитом—ранним неолитом (Ранов, 1961б). Грот находится на абсолютной высоте 4200 м в левом борту ущелья Шахты, прорезающего

[1] Это предположение справедливо, если допустить постоянство природной обстановки в Памиро-Алае и неизменность положения снеговой линии на этот период. Однако такие допущения вряд ли основательны, так как интенсивные поднятия окраинных хребтов неизбежно вызывали иссушение медленнее поднимавшихся внутренних областей Памира и Бадахшана. Учитывая последнее, а также приуроченность верховьев Маркансу к южным склонам Заалайского хребта, весьма активно поднимавшегося в течение всего квартера, поднятие Ошхона в голоцене придется считать несколько большим и оценивать его примерно в 800—1000 м, т. е. 8—10 см в год. Возможно ли такое быстрое поднятие? Мы считаем, что возможно. Ведь Памир находится в центре обширной зоны альпийской орогении, в которой горообразование еще не завершилось. Об этом можно судить по высокой сейсмической и тектонической активности ряда районов Таджикистана (Рейман и др., 1959; Бунэ и Рейман, 1960), в частности соседнего Бадахшана, и современному вулканизму в Куньлуне (Синицын, 1954; Мурзаев. 1961). Тектонические движения в голоцене и явления, с ними связанные, отмечались вокруг Памира почти повсюду (Федорович, 1940—1946; Синицын, 1947, 1949, 1954, 1959; Беляевский, 1947, 1949; Курдюков, 1950, 1951; Чедия, 1957, 1960; Селиванов, 1959, и др.). Однако данных о подобном размахе и скорости поднятий где-либо в этой области еще не получено. В этой связи большой интерес представляет сообщение Д. В. Наливкина (1960) о «грандиозном и катастрофическом» опускании востока материка Азии и указание В. М. Синицына (1959) на поднятие Куньлуня со скоростью 13—14 см в год в течение голоцена.

массив юрских известняков поблизости от устьевой части основной долины Куртекесай. Все изображения на его внутренней стене сделаны минеральной краской и относятся к числу древнейших на территории нашей страны. Наиболее примечательны изображение человека, замаскированного под страуса, и рисунки кабанов. Трудно себе представить на Памире одновременно страусов и человека. Вероятно, древние охотники могли видеть их не обязательно здесь, но где-либо поблизости. В этой связи следует иметь в виду, что находки яиц страуса отмечались в Средней Азии даже в историческое время (Массон, 1935). Это животное могло обитать и в Кашгарии, куда, возможно, спускались на зимовку мезолитические люди, летом охотившиеся на Памире. Не даром специалисты считают данное изображение тотемистическим (Ранов, 1961а).

Страус — типичный обитатель саванн. Это заставляет по-новому оценить во времени генезис чия. По-видимому, в первой половине голоцена он мог еще кое-где произрастать «в родном окружении».

Верхний предел современного распространения кабана — 3000 м (Черников, 1957). Однако в мезолите он мог обитать и на Памире. На наскальных рисунках ясно видны стрелы, поразившие животных. Подобные сюжеты часто встречаются среди наскальных изображений Евразии и Африки. Это типичная «охотничья магия» (Ранов, 1961а). К ней прибегали непосредственно перед охотой. По верхнему Пянджу, по рассказам местных жителей, густые тугайные заросли тянулись непрерывной полосой до кишлака Вахан (абс. высота около 3000 м) еще лет 30—40 назад и в них водились кабаны. Вероятно, в последний раз они зашли из Афганистана в район Ишкашима в 1957 г. (устное сообщение А. В. Гурского). На нижнем Пяндже кабан сейчас — одно из самых распространенных животных.

Раскопки культурного слоя каменного века в гроте Шахты, который по мнению археологов не обязательно датируется одним временем с изображениями, позволили обнаружить немногочисленные остатки растений. Нам удалось определить среди них корневища и веточки терескена, мирикарии (*Miricaria* sp.), щепочки и веточки ивы (*Salix* sp.), часть соломины тростника с узлом. В настоящее время в ущелье Шахты и долине Куртекесай из-за отсутствия воды не может произрастать ни одно из перечисленных растений, кроме терескена. Ближайшее местообитание ивы и мирикарии находится за 30 км в урочище Джамантал на абсолютной высоте 3580 м, а тростника за 40 км на правом берегу р. Мургаб в урочище Карадемур. Везде вокруг указанных местообитаний и у грота Шахты в растительном покрове абсолютно преобладает терескен. Следовательно, ива, мирикария и тростник могли произрастать в Куртекесае, по всей вероятности, в неолите, когда там существовал постоянный сток воды по сухим ныне руслам. Природные условия тогда были более мягкими, так как эта долина располагалась на меньших высотах. Об этом говорит то, что в наши дни верхний предел распространения тростника (вне горячих источников) 3720 м (в урочище Субаши при слиянии Аксу с Акбайталом).

Это доказывают и находки в слое бронзы в том же Куртекесае, на другом его борту напротив ущелья Шахты в гроте Найзаташ. Среди извлеченного оттуда материала мы определили остатки терескена, полыни (*Artemisia rhodantha* Rupr.?), ивы, мирикарии, чия.

К эпохе бронзы относится могильник, обнаруженный нами на левобережной надпойменной террасе Кокуйбельсу на абсолютной высоте 3500 м. В одном из захоронений последнего Б. А. Литвинским при раскопках найдены остатки перекрытия из стволов ивы толщиной 10—12 см и крупные древесные угли. В настоящее время поблизости от могильника в пойме имеются только карликовые кустики ивы и мирикарии, а за ее пределами на террасах и шлейфах склонов господствует терескен.

О том, что более мягкий, чем в наши дни, климатический режим существовал и позже, говорят находки в сакских могилах, раскопанных в верховьях Аксу А. Н. Бернштамом и Б. А. Литвинским (половина первого тысячелетия до нашей эры). Так, при вскрытии погребальных сооружений у Кызылрабата были обнаружены арчевые перекрытия (Бернштам, 1956). Предположение о доставке арчи издалека для погребального ритуала, по-видимому, не имеет под собой почвы. Во-первых, потому, что находки древесных остатков в захоронениях довольно случайны. В однотипных могильниках одинаковой древности попадается и арча, и ива или вообще нет дерева, в чем автору приходилось неоднократно убеждаться лично. Во-вторых, в расположенных ныне на абсолютных высотах 4300—4400 м курганах (долина Андаминсу) древесных остатков вообще не обнаружено, о чем нас любезно информировал Литвинский. По всей вероятности, ни арчи, ни ивы в этих местах 2.5 тысячи лет назад не было, так как и в то время они располагались уже в высокогорьях. Однако, если бы в арче была необходимость, она свободно могла быть доставлена с того же Кызылрабата, расположенного на расстоянии одного дневного перехода от места захоронения.

Везде в ближайших к Памиру районах произрастания арчи — в Зап. Куньлуне, Алае, Бадахшане — ей сопутствует степная растительность (Станюкович и др., 1956; Юнатов, 1961; и наши многолетние наблюдения в Бадахшане и Алае). Кроме того, арча в наиболее сухих районах у верхних пределов произрастания всегда тяготеет к склонам северных экспозиций, где зимой устойчив достаточно мощный снежный покров. Это сближает ее экологически с типчаковыми степями высокогорий Памира. Вероятно, во времена саков арча также произрастала на Кызылрабате в степном окружении. До настоящего времени здесь сохранились с того периода описанные выше типчаковые степи и некоторые степные растения, ныне на Памире редкие (*Poa dschungarica* Roshev., *Piptatherum laterale* Munro ex Rgl., *Allium hymenorrhizum* Ldb., *A. tianschanicum* Rupr., *Pulsatilla campanella* Fisch. et Kril., *Thermopsis alpina* [Pall.] Ldb., *Astragalus beketovi* (Krassn.) B. Fedtsch., *Rochelia bungei* Trautv. и многие другие). В этом отношении интересно указание О. А. Федченко (1909 : 512) о сборах арчи (*Juniperus pseudosabina* Fisch. et Mey [1]) на восточном склоне Сарыкольского хребта, невдалеке от Кызылрабата, в ущелье Пистан на высоте около 4000 м. Возможно, что здесь и до наших дней сохранились последние остатки арчи, некогда широко распространенной на Юго-восточном Памире наряду со степями.

Сотни могильных курганов саков и почти повсеместное их распространение на Памире — свидетельства значительной плотности скотоводческого населения в VII—II в. до н. э. По количеству и расположению могильников в почти необитаемых ныне местах (главным образом, из-за отсутствия там в настоящее время питьевой воды и хороших пастбищ) можно заключить, что плотность сакского населения была большей, чем киргизского в начале нашего века. Имевшиеся у саков, вероятно, большие массы скота могли существовать лишь при наличии достаточно богатых пастбищ. Современный, в основном полупустынный, растительный покров Памира ни в коей мере не отвечает этому требованию. Следовательно, саки могли располагать значительно более мощной кормовой базой лишь при широком распространении степей. Свидетельства былого степного этапа в формировании растительности Памира мы рассмотрели выше.

Во II в. до н. э., как по китайским письменным источникам (Аристов, 1900), так и по материалам раскопок (Черников, 1957), установлено зна-

[1] Это определение, вероятно, носит предварительный характер. Скорее всего был собран *Juniperus turkestanica* Kom., обычный в ближайших местообитаниях на восточных склонах Зап. Куньлуня (Юнатов, 1961).

чительное передвижение народов Средней и Центральной Азии. Бо́льшая часть кочевого населения Памира в это время уходит в северную Индию. Наличие единичных родов и племен фиксируется еще по малочисленным захоронениям до начала нашей эры, однако плотного заселения памирских нагорий вновь не происходит (Литвинский, 1960а, 1960б). Естественно предположить, не было ли ухудшение природных условий одной из причин ухода основной массы скотоводческого населения из пределов родного края? Вероятно, состояние пастбищ стало уже ограничивать возможности выпаса больших масс скота, и кочевники покинули памирское нагорье.

Сведения, сообщаемые китайскими путешественниками (Сюань Цзан, VII в. н. э.) и описания Марко Поло (1956 : 76) говорят о наличии 1300—800 лет тому назад природной обстановки, близкой к современной. Значит смена степной фазы современной полупустынной произошла до их посещения данной области, по-видимому, к концу среднего голоцена.[1] Такая датировка резкого ухудшения природных условий памирского нагорья на последнем этапе их формирования соответствует данным А. В. Шнитникова (1953—1961) о циклах изменения общей увлажненности материков в голоцене, охватывающих периоды в 1800—1900 лет. Это совпадение, по-видимому, не случайно, несмотря на то что Памир относится к числу областей, наиболее активно поднимавшихся в послеледниковье. Тектонические движения и в данном случае лишь вносили коррективы, хотя и весьма существенные, в процесс иссушения, обусловленный причинами общепланетарного порядка. На широком фоне последнего, поднятие Памира в обрамлении высочайших хребтов привело к формированию современного чрезвычайно сухого и холодного природного комплекса, сопоставимого лишь с таковым в Тибете.

Из примыкающих к Памиру территорий особенно значительное иссушение в голоцене претерпели Таримская впадина и Куньлунь (Синицын, 1947, 1949; Ли Ши-ин, 1960). Нарастание аридности происходит там и в самое последнее время (Грум-Гржимайло, 1933).

В исторический период продолжаются изменения растительного покрова на Памире. Об этом свидетельствуют: деградация пойменных лугов на больших пространствах (Сидоров, 1959в; 1960б), следы древнего таджикского земледелия у устья р. Тегерменсу на Юго-восточном Памире (остатки оросительной сети на заброшенных полях и жернова бывшей мельницы), где попытки выращивания ячменя на зерно в последние годы не дали результатов, более широкое распространение кустарников на Кызылрабате и по р. Памир в середине прошлого века (Венюков, 1887) и ряд других фактов.

На основе изложенных выше данных общая картина изменений среды и растительности на Памире в голоцене представляется в следующем виде. Ледники последней эпохи древнего оледенения сократились благодаря уменьшению атмосферного увлажнения до современных размеров, несмотря на продолжавшееся поднятие и связанное с ним похолодание. Вслед за отступавшими глетчерами смещались на бо́льшие абсолютные уровни высотные ступени растительности. Из-за прогрессировавшего иссушения при движении высокогорной растительности вверх в ее составе усиливались позиции ксерофитов. В раннем голоцене значительная часть межгорных пространств не была еще поднята до уровня высокогорий и на них в поймах рек произрастали тугаи (с участием березы и других древесных пород), по склонам были представлены розарии и арчевники, на обдуваемых, свободных зимой от снега перегибах склонов и по вершинам моренных холмов произрастали тересенники, широкое распространение имели степи и луга. В среднем голоцене субальпийские луга постепенно

[1] Мы придерживаемся предложенной М. И. Нейштадтом (1957) шкалы деления голоцена.

отступили в поймы рек, теснимые степями и фитоценотически близкими им полынниками (*Artemisia leucotricha*), среди которых нередки были и современные полупустынные элементы (*Artemisia rhodantha* и др.). Терескенники получили довольно значительное распространение. Достаточно широко были представлены по склонам арчевые редколесья и колючеподушечники (*Acantholimon pamiricum*, *A. varivtzevae* и др.). По основным долинам сохранились вдоль рек тугайные заросли. В пределах альпийской ступени луга, господствовавшие здесь ранее, освободили южные склоны, и на их месте сформировались подушечники. Луговые травостои подверглись ксерофилизации. Достаточно мощный зимний снежный покров обеспечивал широкое распространение кобрезников в высокогорьях всего Памира. Затем, около двух тысяч лет тому назад, в субальпийской ступени на смену степям пришли современные терескеновые полупустыни и редкотравные опустыненные степи (*Stipa glareosa*, *S. orientalis* и др.). Альпийские луга уступили господство подушковидной растительности. Благодаря сильному уменьшению мощности зимнего снежного покрова, местами вплоть до полного его исчезновения, к настоящему времени на Северном Памире почти нет кобрезников, а на юге области они значительно деградировали.

ЛИТЕРАТУРА

Агаханянц О. Е. (1958). Краткий обзор растительности Бадахшана. Тр. АН ТаджССР, 99. — Агаханянц О. Е. (1959). К познанию растительности окрестностей Сарезского озера. Изв. отд. с.-х. и биолог. наук АН ТаджССР, 1. — Агроклиматический справочник по Таджикской ССР. (1959). — Аристов Н. А. (1900). Этнические отношения на Памире и в прилегающих странах по древним, преимущественно китайским, историческим известиям. Русск. антрополог. журн., 3. — Баранов П. А. (1940). Проблема крайних условий среды в разрешении вопросов освоения новых территорий. В сб.: Растение и среда. — Бархатов Б. П. (1959). Схема структурно-тектонического районирования Памира. Уч. зап. ЛГУ, № 268, сер. геолог. наук, 10. — Беляевский Н. А. (1947). Об изменениях климата в послеледниковое время на Северо-Западной окраине Тибета. Природа, 4. — Беляевский Н. А. (1948). Мезо-кайнозойские отложения южных склонов Восточного Тянь-Шаня. ДАН СССР, 111, 1. — Беляевский Н. А. (1949). Альпийская тектоника Западного Куэнь-луня. Изв. АН СССР, серия геолог., 2. — Бернштам А. Н. (1956). Саки Памира. Вестн. древн. истории, 1. — Бунэ В. И. и В. М. Рейман. (1960). К сейсмотектонической характеристике Центральной части Таджикской депрессии. Тр. Инст. сейсмостойк. строит. и сейсмолог. АН ТаджССР, 7. — Бурачек А. Р. (1934). Геоморфология Южно-Таджикской депрессии. Тадж. Памирск. экспед., 4. — Васильев В. Н. (1946). Закономерности процесса смен растительности. В сб.: Матер. по истор. флоры и растит. СССР, 2. — Васильев В. Н. (1961). О миграционных гипотезах и видообразовании. Бот. журн., 11. — Венюков М. И. (1887). Путешествие на Памир Гордона. Перевод из кн. The roof of the World. Изв. Русск. геогр. общ., 12, прилож. к № 6. — Гвоздецкий Н. А. (1959). О географическом понятии «Памиро-Алай» и расчленении гор Средней Азии на горные системы. В сб.: Вопр. физ. геогр. СССР. — Голоскотов В. П. (1949). Флора и растительность высокогорных поясов Заилийского Алатау. — Гончаров Н. Ф. (1936). Растительность Таджикистана. Тр. Тадж. Памирск. экспед. 1932 г., 26. — Гончаров Н. Ф. (1937). Районы флоры Таджикистана и их растительность. В кн.: Флора Таджикистана, 5. — Гончаров Н. Ф. и П. Н. Овчинников. (1935). Основные черты послетретичной истории растительности западного Памиро-Алая. Сов. бот., 6, 1. — Григорьев Ю. С. (1951). Материалы к истории трагантовой флоры Памиро-Алая. Тр. Тадж. ФАН СССР, 18. — Григорьев Ю. С. (1955). Сравнительно-экологическое исследование ксерофилизации растений. — Грубов В. И. (1959). Опыт ботанико-географического районирования Центральной Азии. — Грум-Гржимайло Г. Е. (1933). Рост пустынь и гибель пастбищных угодий и культурных земель Центральной Азии за исторический период. Изв. Гос. геогр. общ., 55, 5. — Егорова Т. В. (1959). Критический анализ осок подрода *Vignea* (P. Beauv) Krsch. Бот. матер. гербар. Бина АН СССР, 19. — Забиров Р. Д. (1955). Оледенение Памира. — Заклинская Е. Д. (1958). Типы спорово-пыльцевых спектров палеогеновых отложений различных физико-геогр. провинций. В кн.: Матер. по истор. флоры и растит. СССР, 3. — Иванов Д. Л. (1885). Что называть Памиром? Изв. Русск. геогр. общ., 21, 2. — Ильин М. М. (1946). Некоторые итоги изучения пустынь Средней Азии. Матер. по истор. флоры и растит. СССР, 2. — Ильин М. М. (1958). Флора пустынь

Центральной Азии, ее происхождение и этапы развития. В кн.: Матер. по истор. флоры и растит. СССР, 3. — Клунников С. И. (1935). Юго-восточный Памир. В сб.: Тадж. Памирск. экспед. 1936 г. — Комаров В. Л. (1908). Введение к флорам Китая и Монголии. Тр. Бот. сада, 24, 1—2. — Корженевский Н. Л. (1930). Алайская долина. Тр. Памирск. экспед. 1928 г., 3. — Корженевский Н. Л. (1936). Озеро Кара-Куль. Тр. Тадж. Памирск. экспед., 12. — Коровин Е. П. (1934). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. — Коровин Е. П. (1958). Исторический очерк развития растительности Средней Азии. В кн.: Средняя Азия. — Коровин Е. П. (1961). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Кн. 1. — Краснов А. Н. (1888). Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-Шаня. Зап. Русск. геогр. общ. по общ. географ., 19. — Курдюков К. Р. (1950). Некоторые вопросы палеогеографии Ферганской котловины и скорость современных процессов. Изв. АН СССР, сер. геолог., 5. — Курдюков К. Р. (1951). Неотектонические движения в Южной Фергане. Природа, 7. — Лавренко Е. М. (1946). О луковых лугах Средней Азии. Бот. журн., 4. — Лавренко Е. М. (1956). О центрально-азиатских горных осоковых болотах и о сибирско-монгольских элементах во флоре Кавказа. В сб.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рожд. — Лавренко Е. М. (1961). О развитии некоторых ценотических типов флоры Древнего Средиземья в связи с альпийским орогенезом. Тр. Ташкентск. гос. унив. им. В. И. Ленина. Ботаника, нов. сер., 187, биолог. науки, кн. 38. — Литвинский Б. А. (1960а). Раскопки могильников на Восточном Памире в 1958 г. Тр. Инст. истор. АН ТаджССР, 30. — Литвинский Б. А. (1960б). Археологические исследования на Восточном Памире и проблемы связей между Центральной Азией, Китаем и Индией в древности. 25 Всемирн. конгр. востоковедов. — Ли Ши-ин. (1960). Особенности формирования растительного покрова северного склона хребта Кунь-Луня и его связь с аридностью. Чжиу сюэбао, Acta bot. sinica, 9. 1. — Луканенкова В. К. (1963). Особенности растительного покрова на контакте Памира, Бадахшана и Алая. Бот. журн., 4. — Луканенкова В. К. и Л. Ф. Сидоров. (1961а). О наивысших пределах произрастания кустарников в горах СССР. Бот. журн., 2. — Луканенкова В. К. и Л. Ф. Сидоров. (1961б). Закономерности в размещении верхних пределов произрастания кустарников на контакте Передней и Центральной Азии в горах СССР. Бот. журн., 9. — Луканенкова В. К. и М. К. Халиков. (1962). Новые сведения о наивысших пределах произрастания кустарников в горах СССР. ДАН СССР, 146, 3. — Массон М. Е. (1935). Яйца страусов в Узбекистане. Соц. наука и техника, 5. — Мурзаев Э. М. (1961). Географические особенности Куньлуня. В кн.: Куньлунь и Тарим. — Наливкин Д. В. (1916). Предварительный отчет о поездке летом 1915 года в Горную Бухару и на Западный Памир. Изв. Русск. геогр. общ., 52, 3. — Наливкин Д. В. (1932). Обзор геологии Памира и Бадахшана. Тр. Всес. геол.-развед. упр., 2, 182. — Наливкин Д. В. (1936). Палеография Средней Азии. Научн. просп. работ Тадж. Памирск. экспед. — Наливкин Д. В. (1948). Памир — крыша мира. — Наливкин Д. В. (1959). Геология СССР, 24, Таджикская ССР, гл. 2, физ.-географ. описание. — Наливкин Д. В. (1960). Яркая страница геологической истории Азии. Природа, 8. — Невский С. А. (1937). Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. I, 4. — Нейштадт М. И. (1957). Голоцен на территории СССР. Тр. комисс. по изуч. четвертичн. периода, 13. — Овчинников П. Н. (1940). К истории растительности юга Средней Азии. Сов. бот., 3. — Овчинников П. Н. (1946). К истории растительности юга Средней Азии в связи с развитием ландшафтов в четвертичное время. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 37. — Овчинников П. Н. (1955). Основные направления видообразования в связи с происхождением типов растительности Средней Азии. Тр. АН ТаджССР, 31. — Пахомов М. М. (1961). К палеогеографии четвертичного периода на Восточном Памире. ДАН СССР, 141, 5. — Поло Марко. (1956). О разнообразии мира. — Попов Е. И. (1932). Материалы по истории древнего оледенения Памира, Бадахшана и Дарваза. Тр. Всес. геол.-развед. объед. НКТП СССР, 242. — Попов М. Г. (1958а). Основные черты истории развития флоры Средней Азии. Избр. соч. — Попов М. Г. (1958б). Основные периоды формообразования и иммиграции во флоре Средней Азии в век антофитов и реликтовые типы этой флоры. Избр. соч. — Райкова И. А. (1936). Климат и растительность Памира. Тез. конф. по с.-х. освоен. Памира. — Райкова И. А. (1945). Опыт ботанико-географического обзора Памира. Тез. докл. научн. сесс., посвящ. 25-летию САГУ. — Ранов В. А. (1961а). Археологическое изучение пещер Таджикистана. Сб. тр. Тадж. фил. Всес. геогр. общ. — Ранов В. А. (1961б). Рисунки каменного века в гроте Шахты. Сов. этнограф., 6. — Ранов В. А. и Л. Ф. Сидоров. (1960). К вопросу об изменениях природных условий Памира в голоцене. ДАН ТаджССР, 3, 3. — Рейман В. М., М. М. Лысков, Е. В. Завалко, Н. С. Палатный. (1959). Новейшие тектонические движения в долине Вахша. ДАН ТаджССР, 2, 2. — Рубцов Н. И. (1952). Растительный покров Казахстана. В кн.: Очерки по физич. географ. Казахстана. — Селиванов Р. И. (1957). Поверхности выравнивания и рельеф Памира. ДАН ТаджССР, 20. — Селиванов Е. И. (1959). К палеогеографии Таримской впадины. ДАН СССР, 127, 4. — Сидоренко Г. Т. (1949). К вопросу о так называемых «нагорных ксерофитах». Сообщ. Тадж. ФАН,

18. — Сидоров Л. Ф. (1959а). К находке *Carex pycnostachya* Kar. et Kir. на Памире. Бот. журн., 3. — Сидоров Л. Ф. (1959б). К вопросу о древнем оледенении Памира. ДАН СССР, 127, 4. — Сидоров Л. Ф. (1959в). Материалы к характеристике луговой растительности Памира. Уч. зап. Лен. гос. пед. инст. им. А. И. Герцена, 205. — Сидоров Л. Ф. (1960а). О некоторых экологических и фитоценотических особенностях *Carex duriusculiformis* V. Krecz. Изв. отд. с.-х. и биолог. наук АН ТаджССР, 1 (2). — Сидоров Л. Ф. (1960б). Луга Памира. Автореф. диссерт. Лен. Гос. пед. инст. им. А. И. Герцена. — Сидоров Л. Ф. (1961а). К характеристике лугов верховьев Шахдары. Изв. отд. биолог. и с.-х. наук АН ТаджССР. 1 (4). — Сидоров Л. Ф. (1961б). К истории растительного покрова Памира в голоцене. II совещ. по вопр. изуч. и освоен. флоры и растит. высокогорий. Тез. докл., Л. — Синицын В. М. (1947). К четвертичной истории Таримской впадины. Бюлл. МОИП, отд. геолог., 22, 3. — Синицын В. М. (1949). Геотектонический фактор в изменении климата Центральной Азии. Бюлл. МОИП, отд. геолог., 24, 5.— Синицын В. М. (1954). Новые сведения о действующем вулкане в Центральной Азии. Природа, 9. — Синицын В. М. (1959). Центральная Азия. —Сочава В. Б. (1956). Введение в обзор растительного покрова СССР на основе «Геоботанической карты» м. 1 : 4 000 000. В кн.: Растит. покров СССР, I. — Станюкович К. В. (1952). Еще раз о том, что называть Памиром. Изв. Всес. геогр. общ.— Станюкович К. В., М. Б. Кривоногова, Г. М. Ладыгина и Л. Ф. Сидоров. (1956). Растительные пояса на Заалайском и Алайском хребтах в бассейне Кашгарской Кызыл-Су. Изв. отд. естеств. наук АН ТаджССР, 16.— Толмачев А. И. (1944). Ледниковый период и история развития растительности Памиро-Алая. Изв. Тадж. ФАН СССР, 7. — Толмачев А. И. (1948). Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария. Бот. журн., 2. — Толмачев А. И. (1949). Наблюдения над *Cousinia fedtschencoana* C. Winkl. и некоторые вопросы генезиса нагорно-ксерофитной растительности Средней Азии. Бот. журн., 1. — Толмачев А. И. (1958). О происхождении некоторых элементов высокогорных флор Северного полушария. В кн.: Матер. по истор. флоры и растит. СССР, 3. — Федоров Ан. А. (1942). Альпийские ковры Кавказа и их происхождение. Изв. Арм. ФАН СССР, 9—10 (23—24). — Федоров Ан. А. (1952). История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы. Матер. по четвертичн. периоду СССР, 3. — Федоров Ан. А. (1957). Флора юго-западного Китая и ее значение для познания растительного мира Евразии. Комаровск. чтения, X. — Федоров Ан. А. (1958). О флористических связях восточной Азии с Кавказом (на примере изучения рода *Pyrus* L. s. str.). В кн.: Матер. по истор. флоры и растит. СССР, 3. — Федорович Б. А. (1940). Вопросы палеогеографии равнин Средней Азии. Тр. Инст. географ. АН СССР, 36. — Федорович Б. А. (1946). Вопросы палеогеографии равнин Средней Азии. Тр. Инст. географ. АН СССР, 37. — Федченко О. А. (1909). Четвертое дополнение к флоре Памира. Тр. СПб. бот. сада, 28, 3. — Чедия О. К. (1957). Зоны четвертичной аккумуляции и новейшая тектоника Дарваза. Тр. Тадж. гос. унив., сер. естеств. наук, 2. — Чедия О. К., В. А. Васильев. (1960). О характере и возрасте древнего оледенения северного склона хребта Петра I. Тр. Тадж. гос. унив., 28, 1. — Черников С. С. (1957). Роль андроновской культуры в истории Средней Азии и Казахстана. Кратк. сообщ. Инст. этнограф. АН СССР. — Чернышев В. И. (1958). Фауна и экология млекопитающих тугаев Таджикистана. Тр. АН ТаджССР , 85. — Четыркин В. М. (1950). Внутренние климатические различия и особенности условий вегетации в Средней Азии. Пробл. физ. геогр., 15. — Четыркин В. М. (1958). Средняя Азия. (Опыт комплексн. геогр. характеристики и районирования). — Шнитников А. В. (1953). Изменчивость горного оледенения Евразии в поздне-послеледниковую эпоху и абсолютная хронология. Изв. Всес. геогр. общ., 85, 5. — Шнитников А. В. (1957). Изменчивость общей увлажненности материков Северного полушария. Зап. Всес. геогр. общ., 16, нов. сер. — Шнитников А. В. (1961). Динамика компонентов ландшафтной оболочки в эпоху голоцена. Вопр. голоцена. Сб. статей к 6 Международн. конгр. ИНКВА в Варшаве. — Юнатов А. А. (1961). К познанию растительного покрова западного Куньлуня и прилегающей части Таримской впадины. В кн.: Куньлунь и Тарим.

Памирская База
Академии наук Таджикской ССР,
г. Хорог.

DEVELOPMENT OF THE VEGETATIONAL COVER IN THE PAMIRS DURING THE POSTGLACIAL TIME

By L. F. Sidorov

SUMMARY

Palaeogeographical analysis of the recent vegetation of the Pamir and its fossil remains leads to the conclusion about a considerable elevation of the Pamir during the last ten thousand years, in consequence of which its climate became colder and drier. This conclusion is supported by the data of Geology, Geomorphology and Archaeology. During the Holocene a rather xerophilized vegetational cover with a significant participation of trees and shrubs was replaced by steppes. About two thousand years ago these, in their turn, were replaced by the semidesert and pulvinate types of vegetation, similar to the recent types.

Ю. С. Григорьев и Л. Е. Паузнер

МАТЕРИАЛЫ ПО ЭКОЛОГИИ ВИДОВ *AEGILOPS* L.

(к вопросу об экологической природе эфемеров-однолетников)

С 5 рисунками

(Получено 20 X 1962)

Род *Aegilops* L., к которому относится около 20 видов однолетних злаков, принадлежит к трибе *Hordeae*, причем является ближайшим родичем *Triticum* L., т. е. пшеницы. Близость *Aegilops* и *Triticum* настолько велика, что некоторые авторы объединяют эти два рода в один под приоритетным названием *Triticum* (см., например, Bowden, 1959). Мы не считаем такое объединение достаточно обоснованным и присоединяемся к мнению тех авторов, которые, не отрицая тесного родства *Aegilops* и *Triticum*, все же рассматривают их как два разных рода (Жуковский, 1928; Eig, 1929a; Невский, 1933; Maire, 1955, и др.).

В связи с близостью *Aegilops* к столь важному в хозяйственном отношении роду, как пшеница, виды *Aegilops* были и остаются объектами весьма многочисленных исследований, преимущественно селекционно-генетических и цитологических. Очень много внимания было уделено, например, детальному изучению хромосом видов *Aegilops* с целью более глубокого познания систематики и филогении данного рода, его генетических отношений к роду *Triticum* и т. д. (Сенянинова-Корчагина, 1932; Kihara 1940, 1954; Lilienfeld, 1951, и др.). Уже на первых этапах работы в этом направлении возникла гипотеза о происхождении мягких пшениц путем гибридизации эгилопсов с твердыми пшеницами. Для проверки данной гипотезы неоднократно делались попытки, так сказать, синтезировать мягкие пшеницы на основе искусственного (или же естественного, но в условиях культуры) скрещивания 14 (или 28) хромосомных видов *Aegilops* с твердыми пшеницами, а также с другими 28 хромосомными видами *Triticum*. Полученные таким путем гибридные формы были в известной мере сходны с мягкими пшеницами, причем, как и последние, имели 42 хромосомы. Это сходство рассматривается иногда как подтверждение упомянутой выше гипотезы о происхождении мягких пшениц. Впрочем, по мнению некоторых авторов, мягкие пшеницы могли возникнуть путем гибридизации не только эгилопсов с твердыми пшеницами, но и различных видов пшеницы друг с другом (Сорокина, 1934, 1937; Oehler, 1936; Thomson и др., 1943; Розанова, 1946; Вигоров, 1953; Жебрак, 1957, и др.).

Все только что изложенные цитогенетические данные в какой-то мере дополняют характеристику родственных отношений *Aegilops* и *Triticum* (см. начало статьи) и в то же время позволяют составить некоторое, самое общее представление о содержании весьма многочисленных работ по цитогенетике видов *Aegilops*. Полный обзор этих работ не входит в задачу настоящего исследования, которое посвящено не цитогенетике, а экологии эгилопсов.

Постановка исследований по экологии эгилопсов своевременна. Такого рода данных в литературе почти нет, а между тем они могут быть использованы достаточно широко, например для более глубокого познания экологии пшениц, связанных с эгилопсами весьма тесным родством.

В результате исследования нами получены материалы, характеризующие приспособленность ряда видов *Aegilops* к водному и отчасти к температурному режиму среды. Но для более глубокого понимания полученных материалов их необходимо увязать с некоторыми систематическими и эколого-географическими особенностями рода *Aegilops*, позволяющими судить о его происхождении. К краткой характеристике этих особенностей мы и переходим.

Систематика рода *Aegilops* весьма обстоятельно освещена в капитальной монографии Эйга (Eig, 1929a). Основываясь на этой монографии,

а также на корректирующих ее дополнительных данных можно считать, что в роде *Aegilops* 20 видов, группирующихся в 5 секций (табл. 1). Число секций по отношению к общему числу видов довольно велико; видов всего навсего 20, а секций целых 5. Это соотношение весьма примечательно. Оно с несомненностью свидетельствует о разнообразии видов рода, о широкой амплитуде внутриродовой изменчивости.

ТАБЛИЦА 1

Конспект секций и видов рода *Aegilops* L. по Ейгу (Eig, 1929a), с некоторыми исправлениями[1]

Sect. *Platystachys* Eig
Aegilops bicornis (Forsk.) Jaub. et Spach.
Ae. sharonensis Eig
Ae. longissima Schweinf. et Muschl.
Ae. speltoides Tausch.
Sect. *Pachystachys* Eig
Ae. squarrosa L.
Ae. crassa Boiss.
Ae. juvenalis (Thell.) Eig
Ae. ventricosa Tausch.
Sect. *Monoleptathera* Eig
Ae. cylindrica Host.
Sect. *Macrathera* Eig
Ae. caudata L.
Ae. comosa Sibth. et Sm.
Ae. uniaristata Vis.
Sect. *Pleionathera* Eig.
Ae. peregrina (Hack.) Eig
Ae. kotschyi Boiss.
Ae. triuncialis L.
Ae. biuncialis L.
Ae. columnaris Zhuk.
Ae. triaristata Willd.
Ae. umbellulata Zhuk.
Ae. ovata L.

Наиболее изменчивы и разнообразны структурные особенности колоса и колосков (размеры и форма колоса, форма колосков, число и длина остей или зубцов у колосковых и цветочных чешуй и т. д.). Эти особенности являются по существу важнейшими диагностическими признаками, по которым различают не только секции и виды, но и многие внутривидовые таксоны. В то же время различать виды (и уж тем более секции) по вегетативным органам в большинстве случаев очень трудно, так как по морфологии вегетативных органов все виды рода в значительной мере сходны друг с другом. Это сходство несомненно связано с некоторой экологической однотипностью видов *Aegilops*, в частности с тем, что все до одного эгилопсы — типичнейшие однолетники. Кроме того, эти виды, по-видимому, не отличаются существенно друг от друга по приспособленности к водному режиму среды, о чем более подробно будет сказано ниже. Здесь же следует еще раз отметить, что сходство видов *Aegilops* по морфологии вегетативных органов сочетается со значительным разнообразием этих видов по структуре колоса и колосков. Это сочетание весьма характерно. Оно является одной из существенных общих особенностей рода *Aegilops* в целом.

Ареал рода *Aegilops* расположен почти целиком в области Древнего Средиземья, т. е. в аридной зоне внетропической Евразии и северной Африки. Он включает южную Европу, Крым, Кавказ, относительно неширокую прибрежную полосу северной Африки, Малую и Переднюю Азию, Иран, Афганистан и часть Средней Азии (рис. 1). Кроме того, в границах ареала лежат Канарские острова, которые, как известно, уже не относятся к области Древнего Средиземья.

[1] Основные исправления следующие. 1. В монографии Эйга род *Aegilops* подразделен не на 5, как в нашем конспекте, а на 6 секций. Но в более поздней работе (Eig, 1929б) автор отнес единственный вид секции *Anathera* Eig — *Aegilops mutica* Boiss. к особому роду *Amblyopyrum* (Jaub. et Spach) Eig (*Amblyopyrum muticum* [Boiss.] Eig), вследствие чего секция *Anathera* оказалась ликвидированной. Эти изменения, предложенные Эйгом, мы принимаем полностью. Поэтому в нашем конспекте (табл. 1) нет ни секции *Anathera*, ни ее единственного представителя *Ae. mutica*. 2. Эйг рассматривает *Aegilops speltoides* Tausch. и *Ae. ligustica* Coss. как 2 разных вида. Мы же присоединяемся к мнению тех авторов, которые считают, что эти виды следует объединить в один под приоритетным названием *Ae. speltoides* Tausch., и что *Ae. ligustica* является лишь разновидностью *Ae. speltoides* (см., например, Ascherson, 1902). Но подвиды и разновидности в нашем перечне не указаны, поэтому в нем нет и *Ae. speltoides* var. *ligustica* (Coss.) Bornm. 3. Для одного вида *Aegilops* (который установил впервые

В пределах обширной территории ареала рода виды *Aegilops* распространены достаточно широко и притом преимущественно в аридных условиях. Эти виды явно тяготеют к засушливым предгорьям и невысоким горам, а также к подгорным равнинам и морским побережьям. При этом они обычно растут на сухих лёссовых или щебнистых склонах, галечниках, на легких песчаных или, наоборот, тяжелых глинистых почвах равнин, иногда даже несколько засоленных, на приморских песках и т. п. В районах сухого земледелия многие эгилопсы (*Ae. squarrosa*, *Ae. triuncialis*, *Ae. kotschyi*, *Ae. ventricosa*, *Ae. cylindrica* и др.) встречаются в качестве сорняков в посевах полевых культур, на виноградниках и в садах, а также на перелогах, где нередко можно видеть целые заросли этих

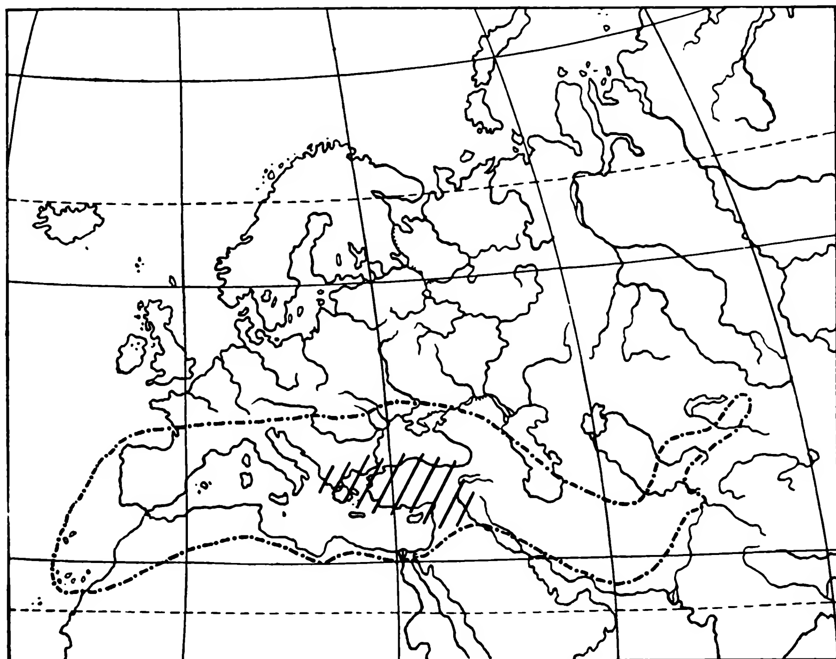


Рис. 1. Ареал рода *Aegilops* L. (по Eig, 1936, с исправлениями).

Штриховкой выделена центральная часть ареала.

растений. Сухие перелоги с вторичной эгилопсовой растительностью занимают местами (например, в предгорьях юга Средней Азии, в Афганистане и Малой Азии) весьма значительные площади, играют подчас первостепенную роль в общем ландшафте.

Необходимо, однако же, отметить, что некоторые виды *Aegilops*, будучи широко распространены в засушливых предгорьях, на подгорных

Hackel еще в 1907 г.) Эйг необоснованно предложил новое название — *Ae. variabilis* Eig. В нашем конспекте данный вид приведен под более старым, приоритетным названием *Ae. peregrina* (Hack.) Eig (=*Triticum peregrinum* Hack.).

В табл. 1 не упомянуты: 1) *Ae. buschirica* Roshev. (in Köie Beitr. Fl. Südwest-Irans, I, Dan. Sci. Invest. Iran, Pt. 4, 1945) — вид сомнительный, неясного систематического положения, известный, кажется, всего лишь по одному гербарному экземпляру; 2) *Ae. persica* Boiss., который, по-видимому, представляет собой не особый вид, а всего лишь одну из разновидностей *Ae. triuncialis* (Eig, 1929a).

В одной из новейших цитотаксономических работ виды секции *Platystachys* перенесены в род *Triticum*, а виды остальных 4 секций отнесены по-прежнему к роду *Aegilops* (Chennaveraiah, 1960). Это предложение несомненно заслуживает внимания, но требует дополнительных обоснований и уточнения. Быть может, к роду *Triticum* следует отнести не все, а только некоторые виды секции *Platystachys*, в частности *Ae. speltoides*.

равнинах и т. п., в то же время встречаются и в более влажных горных и даже высокогорных районах. Так, например, *Ae. peregrina*, *Ae. ovata* и *Ae. triuncialis* распространены в Ливане и Сирии от приморских равнин до субальпийского пояса гор (Thiebaut, 1953). В Северной Африке *Ae. ventricosa*, *Ae. ovata*, *Ae. triuncialis* и некоторые другие виды обитают как в засушливых, так и в хорошо увлажняемых горно-лесных районах (Maire, 1955). Однако и во влажных районах эгилопсы, по-видимому, растут лишь в относительно более сухих местообитаниях — на открытых, незадернованных склонах, выпаханных участках и т. п. — и вовсе не встречаются в более или менее густых лесах. Последнее весьма характерно и притом не только для Северной Африки, но и вообще для всей территории ареала рода. По меткому выражению П. М. Жуковского (1928), влажный густой лес является для эгилопсов крайней формацией, в которую эти растения уже не проникают.

Другой крайней формацией, столь же неблагоприятной для эгилопсов, как и влажный лес, является равнинная пустыня. В наиболее типичных равнинных пустынях эгилопсы, как правило, совершенно не встречаются. Поэтому те пустынные районы, которые находятся на территории ареала рода, например в Иране, Афганистане, в сущности к ареалу не относятся. Это не участки ареала, а его окна, т. е. пустые места, не заселенные видами *Aegilops*.[1] В крупнейших пустынных массивах Средней Азии, Аравии и Северной Африки эгилопсы также не встречаются, несмотря на то что эти массивы примыкают непосредственно к ареалу эгилопсов. В сущности эти пустыни не просто примыкают к ареалу, а определяют положение его границ; они служат своего рода барьерами, препятствующими расширению ареала.

Из всего сказанного можно заключить, что виды *Aegilops* наиболее широко распространены в зоне промежуточной между типичными равнинными пустынями, с одной стороны, и хорошо увлажняемыми горными районами, с другой. В климатическом отношении эту зону можно характеризовать как пустынно-степную или же просто степную. Лето здесь жаркое и очень сухое, но зима и весна все же довольно влажные; более или менее постоянного снегового покрова зимой не бывает, а в более южных районах снег не выпадает вообще.

Центральная часть ареала рода *Aegilops*, включающая юг Балканского полуострова, Малую Азию, западную Сирию, Палестину (а возможно, и некоторые смежные районы) выделена на нашей карте штриховкой (рис. 1). Эта часть представляет собой так называемый центральный массив ареала, т. е. область, наиболее богатую видами *Aegilops*. В пределах этой области представлены все секции и почти все виды рода — 19 из 20; единственный недостающий вид — *Ae. ventricosa* — распространен в более западной части средиземноморского бассейна.

Некоторые из 19 видов эндемичны для центральной области ареала, за ее пределами не встречаются вообще, а если и встречаются, то только в качестве занесенных растений. Таковы например: *Ae. speltoides*, *Ae. caudata*, *Ae. umbellulata* и пр. Другие виды, в частности *Ae. bicornis*, *Ae. crassa*, *Ae. cylindrica*, *Ae. ovata* и т. д., распространены более широко, т. е. не только в центральной области, но и в периферической зоне ареала; однако же эти виды населяют, как правило, не всю периферическую зону, а лишь ту или иную ее часть. По всему или почти по всему ареалу рода распространен всего лишь один вид — *Ae. triuncialis*.

Из сказанного ясно, что виды *Aegilops* распределены по территории ареала рода весьма неравномерно и в отдельных районах его центральной области всегда насчитывается значительно больше видов, чем в той или иной части его периферической зоны. Последнее подтверждается сле-

[1] Такими окнами являются не только пустынные, но и некоторые горно-лесные районы, расположенные на территории ареала (например, на Кавказе и в южной Европе), которые также не заселены видами *Aegilops*.

дующими данными. В Сирии и Ливане известно 14 видов *Aegilops*, а в Малой Азии 15 видов. В то же время на Кавказе насчитывается всего лишь 7 (или 8?) видов, в Крыму 5, в Средней Азии 6, в Северной Африке 8 (или 9?) и в южной Европе (за пределами Балканского полуострова) только 5 видов.

Все эти закономерности распределения видов в пределах ареала рода, а также географическое положение ареала в целом свидетельствуют о том, что род *Aegilops* принадлежит к числу автохтонных систематических групп средиземноморской флоры. Причем особенно большое значение в формировании рода несомненно имела центральная область его современного ареала, т. е. Передняя и Малая Азия. Максимальная насыщенность этой области видами рода (в том числе и эндемами) обусловлена, конечно, возникновением видов в пределах области, которая, таким образом, представляет собой арену длительной эволюции рода *Aegilops*.

Глубокая генетическая связь видов *Aegilops* с центральной областью современного ареала рода, точнее с аридной зоной этой области, не вызывает сомнений. Столь же несомненно и то, что приспособление видов к аридным условиям шло в основном (но не исключительно) по линии эфемеризации, т. е. ухода от засухи. Все эгилопсы — растения однолетние, вегетирующие преимущественно в более влажный зимне-весенний период и отчасти летом, заканчивающие вегетацию до разгара летней засухи; самый сухой период года переживают только покоящиеся семена этих растений.

Но, как известно, эфемеры-однолетники весьма разнообразны по продолжительности вегетации и времени ее окончания. Данные, характеризующие сроки окончания вегетации видов *Aegilops*, приведены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Сроки окончания вегетации (полного созревания) у видов *Aegilops*

Виды	Посев	Полное созревание	Виды	Посев	Полное созревание
	1959 г.	1960 г.		1960 г.	1961 г.
Ae. squarrosa	29 XII	20 VI	*Ae. triuncialis*	15 XI	20 VI
Ae. crassa	»	27 VI	*Ae. sharonensis*	»	20 VI
Ae. cylindrica	»	29 VI	*Ae. peregrina*	»	29 VI
Ae. ventricosa	»	2 VII	*Ae. speltoides*	»	30 VI
			Ae. triaristata	»	1 VII
	1961 г.	1962 г.	*Ae. longissima*	»	11 VII
			Ae. caudata	»	13 VII
Ae. bicornis	20 XII	14 VI			
Ae. kotschyi	»	19 VI		1962 г.	1962 г.
Ae. biuncialis	»	20 VI			
Ae. ovata	»	22 VI	*Ae. squarrosa*	14 II	11 VI
Ae. peregrina	»	23 VI	*Ae. crassa*	»	15 VI
Ae. sharonensis	»	25 VI	*Ae. ventricosa*	»	18 VI
Ae. speltoides	»	30 VI	*Ae. ovata*	»	20 VI
Ae. triaristata	»	1 VII	*Ae. sharonensis*	»	27 VI
Ae. comosa	»	2 VII	*Ae. speltoides*	»	6 VII
Ae. longissima	»	3 VII	*Ae. cylindrica*	»	7 VII
Ae. uniaristata	»	6 VII	*Ae. biuncialis*	»	20 VII

Эти, как и другие полевые данные, использованные в настоящей работе, были получены на опытном участке, расположенном в холмистых предгорьях (адырах) Западного Тянь-Шаня, на окраине г. Ташкента. Приташкентский адырный район относится к полупустынному или полупустынно-степному поясу. Лето здесь длительное, жаркое и очень сухое.

Вся или почти вся годовая сумма осадков, около 350 мм, приходится на более холодное время года — позднюю осень, зиму и особенно весну. Постоянного снегового покрова зимой не бывает, а дней с положительными температурами довольно много. В связи с этим зимняя вегетация растений, особенно однолетних, наблюдается в данном районе очень часто. Климатические условия района вообще весьма благоприятны для однолетников-эфемеров, в том числе и для эгилопсов. В природной обстановке здесь широко распространены 4 вида *Aegilops* — *Ae. squarrosa*, *Ae. crassa*, *Ae. cylindrica* и *Ae. triuncialis*, принадлежащие к 3 секциям рода; известен и еще один, 5-й вид — *Ae. juvenalis*, встречающийся, однако же, крайне редко.

В табл. 2 сведены результаты наблюдений над 17 видами *Aegilops*. Кроме того, у нас имеются кое-какие данные еще для одного вида — *Ae. columnaris*, которые упомянуты ниже в тексте. И только для *Ae. juvenalis* и *Ae. umbellulata* у нас нет вообще никаких данных. Таким образом, можно считать, что разнообразие видов *Aegilops* было охвачено нашими наблюдениями с достаточной полнотой; наблюдения велись над 18 видами из 20.

Основываясь на данных табл. 2, можно считать, что все эгилопсы принадлежат к числу поздних эфемеров. Обычно они заканчивали вегетацию лишь в июне—июле, в то время как у ранних эфемеров конец вегетации наступал уже в апреле. Ранними эфемерами являются, например, *Erophila verna*, *Holosteum umbellatum*, *Ceratocephalus orthoceras*, в изобилии развивающиеся на нашем опытном участке весной, в качестве сорных растений.

Но если по сравнению с ранними эфемерами все виды *Aegilops* являются позднеспелыми, то по степени позднеспелости эти виды весьма разнообразны. Некоторые из них созревали относительно рано (уже в начале июня), другие несколько позже и т. д. Общий диапазон изменчивости видов по срокам их полного созревания весьма значителен (табл. 2). К тому же у отдельных видов эти сроки колебались подчас в самых широких пределах, что было обусловлено изменениями определенных внешних условий и прежде всего условий температурных. Такого рода колебания сроков созревания у отдельных видов мы рассмотрим здесь более подробно.

4 вида *Aegilops* — *Ae. squarrosa*, *Ae. crassa*, *Ae. cylindrica* и *Ae. ventricosa* — высевались на нашем участке дважды — 29 XII 1959 и 14 II 1962 (табл. 2). В 1962 г., при посеве в поздний (14 II) срок, *Ae. squarrosa*, *Ae. crassa* и *Ae. ventricosa* созрели значительно раньше, а *Ae. cylindrica*, наоборот, позже, чем в 1960 г., т. е. при раннем (29 XII) посеве. В результате этих сдвигов в развитии растений наблюдались такие явления: 1) в 1960 г. разница между *Ae. cylindrica* и *Ae. crassa* по срокам их полного созревания была незначительной — всего 2 дня, а в 1962 г. эта разница достигла 22 дней; 2) *Ae. cylindrica* в 1960 г. созрел на 3 дня раньше, а в 1962 г. (поздний посев!) на 19 дней позже, чем *Ae. ventricosa*, и т. д.

Весьма значительное запоздание срока созревания в связи с поздним посевом наблюдалось нами у *Ae. biuncialis*. Будучи посеян 20 XII 1961, этот вид созрел 20 VI 1962, а при позднем посеве — 14 II 1962 созревание наступило лишь 20 VII, т. е. запоздало на целый месяц (табл. 2). Вместе с *Ae. biuncialis* в оба указанных срока высевались *Ae. ovata*, *Ae. sharonensis* и *Ae. speltoides*. Но особенно существенных сдвигов сроков созревания при более позднем посеве у этих видов не наблюдалось. При раннем посеве *Ae. biuncialis* созрел раньше, а при позднем — значительно (на 15—30 дней) позже, чем *Ae. ovata*, *Ae. sharonensis* и *Ae. speltoides*.

Запоздалое созревание *Ae. cylindrica* и *Ae. biuncialis*, посеянных в феврале 1962 г., обусловливалось, конечно, их замедленным развитием. А причина замедленного развития заключалась в недостаточно глубоком и продолжительном воздействии на эти озимые растения (на ранних фазах их онтогенеза) низких температур, вследствие посева растений в слишком поздний (середина февраля) срок.

Другие виды *Aegilops*, которые высевались нами в два срока, вместе с *Ae. cylindrica* и *Ae. biuncialis*, также являются озимыми. Однако по степени озимости (т. е. по продолжительности воздействия низких температур, необходимой для нормального развития) эти виды значительно уступают *Ae. cylindrica* и *Ae. biuncialis*. То воздействие низких температур, которому подвергались растения, посеянные 14 II 1962, привело к значительному замедлению развития *Ae. cylindrica* и *Ae. biuncialis*, но оказалось вполне достаточным для нормального (не замедленного) развития остальных

видов. Замедленное развитие наблюдалось у этих видов лишь при посеве их в еще более поздние сроки, например в марте, т. е. при еще более слабом воздействии на растения низких температур.

Если сеять какой-либо вид *Aegilops* в разные сроки, то обычно наблюдается следующее. Растения, посеянные рано, развиваются вполне нормально. При более позднем посеве замедляется развитие и запаздывает созревание растений, т. е. происходят те сдвиги в онтогенезе, которые подробно описаны нами для *Ae. cylindrica* и *Ae. biuncialis*. При еще более позднем посеве наблюдается не только замедленное развитие, но и неполное колошение растений, так как часть стеблей вовсе не образует колосьев. И, наконец, при посеве в самые поздние сроки растения не колосятся вообще; развитие их приостанавливается на фазе кущения. Причем такие раскустившиеся растения при благоприятных условиях могут перезимовать и закончить свое развитие, т. е. дойти до стадии полного созревания уже в следующем году — на 2-м году жизни.[1]

Отмеченные изменения в онтогенезе эгилопсов при все более и более позднем их посеве могут быть в известной мере иллюстрированы данными табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Изменения в онтогенезе двух видов *Aegilops* в зависимости от сроков посева в 1960 г.

Виды	Даты посева										
	27 II	3 III	8 III	12 III	18 III	23 III	28 III	2 IV	8 IV	13 IV	18 IV
Aegilops triuncialis	+	+	+	+	+	+	+	+	+	⊥	⊥
Ae. cylindrica	+	+	+	⊥	⊥	—	—	—	—	—	—

Примечание. + полное колошение: ⊥ неполное колошение; — кущение.

Эти данные интересны еще и потому, что они наглядно свидетельствуют о существенной разнице между двумя видами — *Ae. triuncialis* и *Ae. cylindrica* по степени озимости. В самом деле, то воздействие низких температур, которому подвергались оба вида при посеве их 23 III и в более поздние сроки, сопровождалось приостановкой развития *Ae. cylindrica* на фазе кущения, но оказалось вполне достаточным для нормального (хотя и замедленного) развития *Ae. triuncialis*. Следовательно, *Ae. cylindrica* требует для своего нормального развития более продолжительного и глубокого воздействия низких температур, является более озимым, чем *Ae. triuncialis*. Следует отметить, что весной 1960 г. (табл. 3) воздействие на растения низких температур было, вообще говоря, достаточно интенсивным, так как ночные заморозки наблюдались в эту весну вплоть до середины апреля. Поздние (апрельские) заморозки бывают в районе наших наблюдений далеко не каждый год.

Как отчасти уже отмечалось, общий диапазон изменчивости видов *Aegilops* по степени озимости довольно значителен. *Ae. cylindrica* и *Ae. tri-*

[1] Это обстоятельство, по-видимому, послужило основанием для встречающихся в литературе утверждений, что виды *Aegilops* бывают либо однолетними, либо двулетними (Попова, 1922—1923; Жуковский, 1928). В действительности, все эгилопсы типичнейшие однолетники, двулетних видов или форм среди них, по-видимому, нет. Прохождение заключительных фаз развития (колошение—созревание) на 2-м году жизни, после перезимовки в фазе кущения, наблюдается, как известно, и у озимых пшениц при посеве их в поздние (весенние) сроки. Но кажется никто не считает эти пшеницы двулетними.

uncialis не являются в этом отношении крайними среди других видов рода. Есть виды более озимые, чем *Ae. cylindrica*. К их числу относится, например, *Ae. triaristata*. Но есть и такие виды, которые по степени озимости значительно уступают не только *Ae. cylindrica*, но и *Ae. triuncialis*, т. е. уже приближаются к яровым растениям. Таков, например, *Ae. speltoides*. Однако видов чисто яровых среди эгилопсов, по-видимому, нет. Правда, в литературе имеются указания на то, что некоторые эгилопсы представлены как озимыми, так и яровыми формами (Попова, 1922—1923; Жуковский, 1928, и др.). Но эти указания требуют проверки и уточнения.[1]

Все сказанное о разнообразии видов *Aegilops* по степени озимости и в особенности об изменениях в их онтогенезе вследствие посева в поздние сроки должно всегда учитываться при попытках дать сравнительную характеристику этих видов по степени их скороспелости. В самом деле, если этого не учитывать, то невозможно, например, решить является ли *Ae. cylindrica* среднеспелым или же позднеспелым (табл. 2). В 1960 г. (нормальный срок сева) *Ae. cylindrica* созрел на 9 дней позже, а в 1962 г. (поздний срок сева) на 26 дней позже, чем *Ae. squarrosa*, являющийся, видимо, самым скороспелым из всех эгилопсов. Таким образом, данные 1960 г. свидетельствуют о среднеспелости, а данные 1962 г. — о позднеспелости *Ae. cylindrica*. Предпочтение нужно конечно отдать данным 1960 г., т. е. считать *Ae. cylindrica* среднеспелым. Нужно учесть, что позднеспелость *Ae. cylindrica* в 1962 г. всецело обусловливалась его замедленным, ненормальным развитием, вследствие посева в необычный, слишком поздний срок.

Из сказанного ясно, что сравнительная характеристика видов *Aegilops* по степени их скороспелости (позднеспелости) должна основываться прежде всего на данных, полученных в результате наблюдений над растениями, посеянными в ранние — осенние и зимние сроки. Ведь только при посеве в эти сроки можно быть уверенным, что все виды будут развиваться нормальными темпами, что никакого торможения развития ни у одного вида не будет. Осенне-зимние сроки посева приближаются к обычным срокам прорастания семян эгилопсов в природных условиях, которое наблюдается в районе Ташкента большей частью в ноябре—декабре, после первых достаточно обильных осадков. В это время на нашем участке обычно прорастали осыпавшиеся летом зрелые семена всех видов *Aegilops* — как аборигенных для Средней Азии, так и интродуцированных.

Принимая во внимание все только что изложенное и основываясь на данных табл. 2, можно указать, что виды *Aegilops*, принадлежащие к секции *Pachystachys* (табл. 1), т. е. *Ae. squarrosa*, *Ae. crassa* и *Ae. ventricosa*, являются относительно наиболее скороспелыми. Причем первое место по скороспелости занимает среди этих видов *Ae. squarrosa*, а последнее — *Ae. ventricosa*, который уже приближается к видам среднеспелым, в частности к *Ae. cylindrica* из секции *Monoleptathera*.

Антиподами видов секции *Pachystachys* являются представители секции *Macrathera* — *Ae. caudata*, *Ae. comosa* и *Ae. uniaristata*, которые нужно считать самыми позднеспелыми. Секция *Platystachys* характеризуется значительным разнообразием ее представителей по срокам их созревания. *Ae. bicornis* — вид скороспелый, близкий в этом отношении к *Ae. squarrosa*, тогда как *Ae. longissima*, а также, но в меньшей мере, *Ae. speltoides* являются позднеспелыми. Четвертый вид секции — *Ae. sharonensis* — несомненно среднеспелый.

Виды секции *Pleionathera* — *Ae. peregrina*, *Ae. kotschyi*, *Ae. triuncialis*, *Ae. biuncialis*, *Ae. columnaris* и *Ae. ovata* — можно считать среднеспелыми. Но один вид из этой секции — *Ae. triaristata* — является достаточно позднеспелым. Кроме того, здесь нужно учесть, что сроки созревания *Ae. triuncialis* варьировали в довольно широких пределах, так как, судя по имеющимся ориентировочным сведениям, данный вид представлен не только среднеспелыми, но и относительно позднеспелыми формами. В табл. 2 указан срок созревания среднеспелой формы, встречающейся в Средней Азии. Дифференциация *Ae. triuncialis* на формы, различающиеся по срокам созре-

[1] Необходимость такой проверки подтверждается еще и тем, что в литературе имеется немало данных, свидетельствующих об озимости некоторых видов *Aegilops*, в частности, *Ae. squarrosa*, *Ae. crassa*, *Ae. ovata*, *Ae. biuncialis*, *Ae. triuncialis* и в особенности *Ae. cylindrica* (Даева, 1951; Вигоров, 1953; Полковниченко, 1957; Волкова, 1958).

вания, связана с широким распространением данного вида, ареал которого в значительной мере совпадает с ареалом всего рода *Aegilops*. Возможно, что такие формы будут выявлены и у некоторых других видов *Aegilops*, в частности у тех, которые имеют достаточно обширные ареалы.[1]

В общем, как видно из табл. 2 и как отчасти уже отмечалось, диапазон изменчивости эгилопсов по срокам их полного созревания весьма значителен. При посеве в оптимальные сроки растения самых скороспелых видов созревали в первой половине июня, а наиболее позднеспелых на 25—30 дней позже, т. е. уже в июле — обычно в первой его половине. При позднем посеве созревание видов значительно запаздывало: оно наступало иногда лишь в конце июля или даже в начале августа (по данным, не включенным в табл. 2).

Но если, таким образом, виды *Aegilops* заканчивали вегетацию уже летом, то начало вегетации этих растений наблюдалось обычно (при самосеве или раннем посеве, см. выше) поздней осенью или же зимой. Следовательно, виды *Aegilops* вегетировали как зимой и весной, т. е. в условиях умеренных температур и достаточной влажности почвы, так и летом, когда дневные температуры часто достигали 35—38°, а влажность почвы сильно снижалась. Последнее с несомненностью свидетельствует о засухоустойчивости видов *Aegilops*, о том, что, хотя они и являются однолетниками-эфемерами, но никак не могут быть отнесены к числу мезофитов.

Ксерофилизованность эгилопсов получила дополнительное подтверждение в результате изучения некоторых показателей их водного режима в связи с их фенологическими особенностями. Объектами изучения были следующие 12 видов, представляющие все 5 секций рода: *Ae. sharonensis*, *Ae. speltiodes* (секция *Platystachys*); *Ae. squarrosa*, *Ae. crassa*, *Ae. ventricosa* (секция *Pachystachys*); *Ae. cylindrica* (секция *Monoleptathera*); *Ae. caudata* (секция *Macrathera*); *Ae. triuncialis*, *Ae. biuncialis*, *Ae. columnaris*, *Ae. triaristata*, *Ae. ovata* (секция *Pleionathera*). По характеру распространения, в частности по размерам и географическому положению ареалов, эти виды весьма разнообразны (см. рис. 2—5). Если, например, *Ae. cylindrica* имеет досаточно обширный ареал, то ареал *Ae. sharonensis* крайне ограничен (рис. 2); если *Ae. crassa* распространен только в восточной, то *Ae. ventricosa*, наоборот, только в западной части ареала рода (рис. 3) и т. д.

В одной из наших работ (Григорьев, 1955) было показано, что у некоторых ксерофилизованных двулетних и многолетних видов *Cousinia* существует вполне определенная связь между интенсивностью транспирации и сроками окончания вегетационного периода. Было выяснено, что виды *Cousinia*, заканчивающие вегетацию в относительно ранние сроки, например уже в июне, транспирируют весной гораздо интенсивнее, чем виды, вегетирующие более длительно, например до конца июля, и, следовательно, выдерживающие летнюю засуху в течение более долгого срока.

На основании этих данных у нас первоначально возникло предположение, что скороспелые виды *Aegilops*, заканчивающие вегетацию уже в июне, испаряют влагу более интенсивно, чем виды позднеспелые, заканчивающие вегетацию лишь в июле, т. е. дольше выдерживающие летнюю засуху. Но это предположение не подтвердилось. Оказалось, что все виды *Aegilops*, как скороспелые, так и позднеспелые, весьма сходны друг с другом по интенсивности транспирации. Дело в том, что скороспелость и позднеспелость отдельных видов проявляется достаточно четко лишь при оптимальных (ранних) сроках посева, тогда как при позднем посеве даже относительно скороспелые виды могут сравняться

---

[1] Одним из этих видов является, по-видимому, *Ae. squarrosa*, распространенный на юге Средней Азии, в Афганистане, северном Пакистане, Иране, на Кавказе и на востоке Малой Азии. По имеющимся данным (Kihara a. Tanaka, 1958) образцы *Ae. squarrosa*, собранные в Афганистане и северном Пакистане, обнаруживают тенденцию к цветению в более ранние сроки, чем образцы из северных районов Ирана. Нами изучался образец *Ae. squarrosa*, собранный в Средней Азии, в предгорьях хребта Нуратау (западный Памиро-Алай).

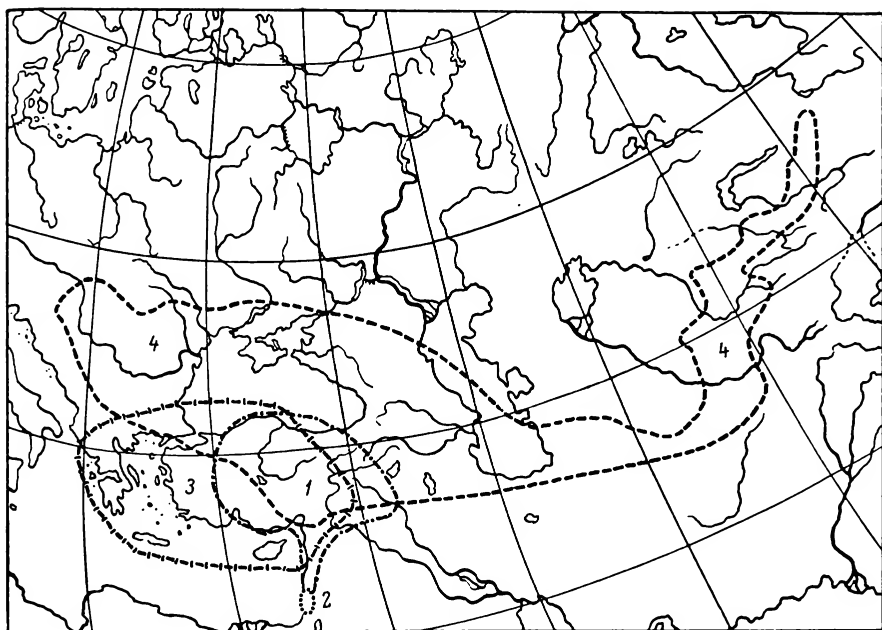


Рис. 2. Ареалы: *Aegilops speltoides* (*1*), *Ae. sharonensis* (*2*), *Ae. caudata* (*3*), *Ae. cylindrica* (*4*). (По Eig, 1936, с исправлениями).

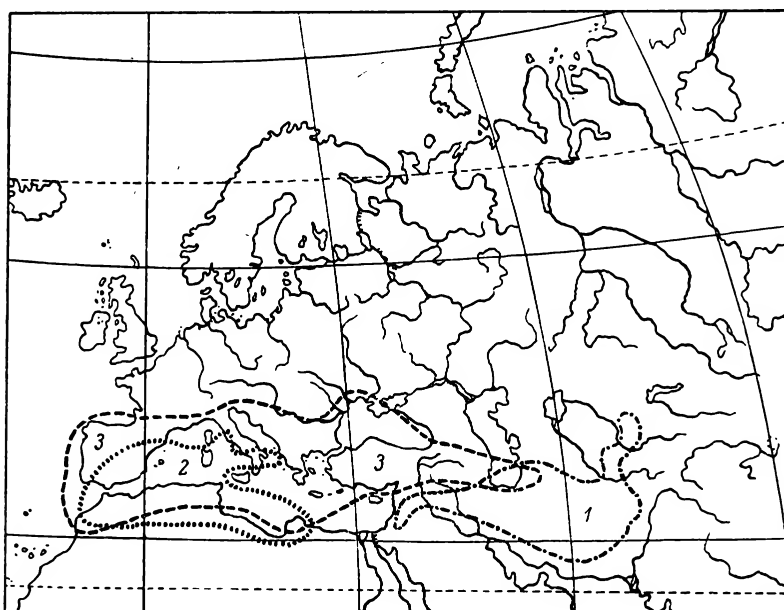


Рис. 3. Ареалы: *Ae. crassa* (*1*), *Ae. ventricosa* (*2*), *Ae. triaristata* (*3*). (По Eig, 1936, с исправлениями).

с самым позднеспелым видом, а то и превзойти его, т. е. созреть в очень поздние сроки — во второй половине июля или в начале августа (см. выше текст и табл. 2). По-видимому, до таких поздних сроков могут доживать

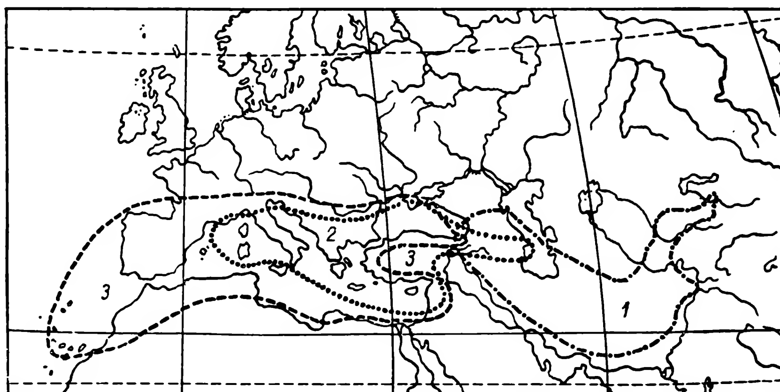


Рис. 4. Ареалы: *Ae. squarrosa* (*1*), *Ae. biuncialis* (*2*), *Ae. ovata* (*3*). (По Eig, 1936, с исправлениями).

все изучавшиеся нами виды *Aegilops*, что свидетельствует о сходстве их по степени засухоустойчивости, которое отражается в сходстве их по интенсивности транспирации.

Все изучавшиеся нами виды *Aegilops* оказались достаточно сходными друг с другом не только по интенсивности транспирации, но также по

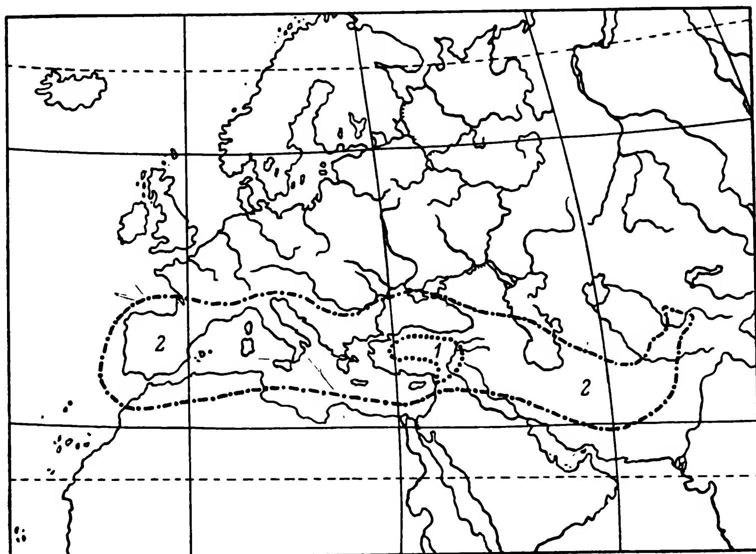


Рис. 5. Ареалы: *Ae. columnaris* (*1*), *Ae. triuncialis* (*2*). (По Eig, 1936, с исправлениями).

содержанию влаги в листовых тканях (табл. 4—7) и величинам сосущей силы (табл. 8—9).[1] Это сходство конечно не является абсолютным.

[1] Интенсивность транспирации определялась (как правило, в ясные, солнечные дни) обычным способом быстрых взвешиваний на торсионных весах, с одноминутной экспозицией. Цифры (величины транспирации и процент влаги), приведенные в таблицах для отдельных сроков наблюдений, представляют собой средние из 6, а в табл. 7 из 20 исходных цифр. Сосущая сила определялась достаточно известным способом Арциховского—Шардакова; ее величины даны в атмосферах.

Тот или иной вид сплошь и рядом отличался от других видов (с которыми он сравнивался) иногда большими, а иногда несколько меньшими величинами транспирации или содержания влаги в тканях (см. таблицы). Однако никаких более или менее постоянных особенностей водного режима, отличающих те или иные виды от других, нам выявить не удалось, что и дает нам право говорить о сходстве всех изучавшихся видов *Aegilops* по их водному режиму.

В первой половине мая, когда эгилопсы находились в фазе кущения, интенсивность транспирации и содержание влаги в нижних листьях этих растений (верхних листьев у растений в фазе кущения еще не было) оказались максимальными. В этот период транспирация обычно достигала 55—65 мг, а содержание влаги 73—80% (средние величины табл. 4—5). Причем к концу периода, т. е. к середине мая, содержание влаги заметно уменьшалось. Если 4—5 V влаги было 77.3—80.0%, то 13 V — 72.9—77.1% (табл. 5, данные от 5 V и 13 V по *Ae. ovata*). Следует отметить, что как в фазе кущения, так и в других более поздних фазах раз-

ТАБЛИЦА 4

Интенсивность транспирации (в мг на 1 г сырого веса в 1 мин.) и содержание влаги в средних (данные 1960 г.) или же в нижних и средних (данные 1961 г.) листьях видов *Aegilops* на разных фазах развития растений (средние величины за время с 9 до 17 час.)

Год	Виды	Фазы, даты наблюдений	Часы наблюдений 9—17: транспирация	Часы наблюдений 9—17: % влаги
1960 г.	*Ae. crassa*	Кущение, рост стеблей, 12 V 1960	56	73.3
	Ae. cylindrica		52	74.5
	Ae. squarrosa		66	72.6
	Температура воздуха /психрометрическая разность 26°/11°			
	Ae. crassa	Кущение, рост стеблей, 14 V 1960	63	75.0
	Ae. cylindrica		60	76.9
	Ae. triuncialis		68	75.1
	Температура воздуха /психрометрическая разность 29°/12°			
	Ae. crassa	Начало колошения, 23 V 1960	45	74.5
	Ae. cylindrica		46	72.6
	Ae. triuncialis		50	73.1
	Температура воздуха /психрометрическая разность 23°/10°			
	Ae. cylindrica	Колошение, 27 V 1960	38	75.2
	Ae. triuncialis		41	74.4
	Температура воздуха /психрометрическая разность 20°/7°			
	Ae. crassa	Цветение, 8 VI 1960	50	66.1
	Ae. cylindrica		40	67.0
	Ae. triuncialis		40	66.1
	Температура воздуха /психрометрическая разность 27°/12°			
1961 г.	*Ae. caudata*	Кущение, 12 V 1961	65	72.1
	Ae. columnaris		57	76.6
	Температура воздуха /психрометрическая разность 25°/8°			
	Ae. caudata	Колошение, 1 VI 1961	24	62.5
	Ae. columnaris		55	74.6
	Температура воздуха /психрометрическая разность 32°/12°			

вития растений оводненность листьев была, как правило, максимальной в утренние часы и более или менее постепенно снижалась к вечеру (табл. 5—6).[1]

Но наряду с растениями, кустившимися в мае (посеянными в ранние сроки), в наших опытах были и такие растения, которые находились в фазе кущения не в первой половине мая, а в середине июня (вследствие посева в очень поздние сроки — в марте—апреле). У таких «поздних» растений, вегетировавших при повышенной напряженности факторов иссушения, как транспирация, так и оводненность нижних листьев оказались значительно сниженными по сравнению с величинами этих двух показателей, установленными в начале мая (табл. 5—6). Так, например, у *Ae. ovata* в фазе кущения транспирация и содержание влаги были: 5 V 61 мг и 78.9% (табл. 5, последняя графа), а 16 VI 38 мг и 69.7% (табл. 6). Приблизительно то же самое наблюдалось у двух других видов *Aegilops*, упомянутых в табл. 6, т. е. у *Ae. speltoides* и *Ae. ventricosa*.

В начале цветения или несколько позже у всех эгилопсов обычно начиналось постепенное засыхание нижних листьев. В дальнейшем (т. е. уже в разгаре цветения), вслед за нижними засыхали средние стеблевые листья, а затем и верхние. В результате ко времени созревания плодов стебли растений были большей частью совершенно безлистными. Одновременно с постепенным засыханием и опадением листьев у эгилопсов нередко росли и давали колос новые, молодые стебли. Эти дополнительные стебли были обычно немногочисленными и низкорослыми, но выколашивание, а также цветение и плодоношение образовавшихся на них колосьев продолжались подчас до полного созревания и опадения плодов на старых стеблях (а иногда и до еще более поздних сроков).

Полному засыханию листьев конечно предшествовало их постепенное обезвоживание, которое обычно сопровождалось снижением их транспирации.

Примером здесь могут служить данные 1960 г., приведенные в табл. 4. Эти данные, точнее цифры последних двух граф таблицы, относятся к средним стеблевым листьям, которые 12 V были уже хорошо развиты, а 8 VI еще не успели засохнуть. Но обезвоживание листьев 8 VI (в фазе цветения) несомненно уже началось, так как содержание в них влаги оказалось в этот день сниженным до 66.1—67.0% против 72.6—76.9% в фазах кущения—колошения (12—27 V). В связи с обезвоживанием листьев транспирация их 8 VI также оказалась сниженной до 40—50 мг; в то время как 12 и 14 V она достигала 52—68 мг. Правда, 23 и 27 V (т. е. при более высоком содержании влаги в листьях) величины транспирации были приблизительно такими же, как 8 VI, но это обусловливалось конечно тем, что 23 V и особенно 27 V температура была значительно ниже, а влажность воздуха выше, чем в предыдущие дни наблюдений. 27 V 1960 было самым прохладным из всех дней 1960 и 1961 гг., в которые мы определяли транспирацию эгилопсов.

Обширные цифровые материалы, полученные в 1961 г. и помещенные в табл. 4 (в конце), 5 и 6, отображают в сущности ту самую закономерность, которую мы только что рассмотрели, основываясь на данных 1960 г. Эта общая закономерность заключается в постепенном снижении эгилопсами расхода влаги на испарение в более поздних фазах их вегетации.

Необходимо однако отметить, что данные 1960 г. относятся к листьям одного только среднего яруса, а данные 1961 г. к листьям разных ярусов, а именно: в фазе кущения — к нижним и отчасти (данные более поздних сроков) к средним листьям, в фазах колошения—цветения — к средним и в фазе плодообразования — только к верхним листьям.

В связи с этим следует считать, что если данные 1960 г. иллюстрируют снижение расхода эгилопсами влаги на испарение вследствие уменьшения интенсивности транспирации одних только средних листьев, связанного с их обезвоживанием перед засыханием, то данные 1961 г. отображают несколько иной процесс. Они показывают снижение расхода влаги эгилопсами главным образом в связи с постепенным засыханием листьев этих растений (в начале цветения нижних, затем средних и т. д.).

---

[1] По имеющимся у нас данным, не включенным в таблицы, содержание влаги в нижних листьях *Ae. crassa*, *Ae. squarrosa*, *Ae. cylindrica* и *Ae. triuncialis* в фазе кущения, в апреле 1959 г., достигало 77.2—79.9% (в среднем за время с 9 до 17 час.), т. е. было примерно таким же, как и у других видов *Aegilops* в начале мая 1961 г.

ТАБЛИЦА 5

Интенсивность транспирации (в мг на 1 г сырого веса в 1 мин.) и содержание влаги в нижних, средних и верхних листьях видов *Aegilops* в разных фазах их развития в 1961 г.

Названия видов	Фазы, даты наблюдений	Часы наблюдений											
		9		11		13		15		17		средние	
		транспирация	% влаги	транспирация	% влаги	транспирация	% влаги	транспирация	% влаги	транспирация	% влаги	транспирация	% влаги
Ae. ovata	Кущение, 13 V	47	74.0	67	72.2	74	72.8	75	72.7	64	72.6	64	72.9
Ae. triaristata		51	78.1	65	77.8	76	76.6	64	77.0	60	76.3	63	77.1
Ae. biuncialis		57	76.0	74	74.1	72	73.9	68	73.6	62	74.8	66	74.5
Температура воздуха /психрометрическая разность		21°/5°		24°/8°		27°/10°		28°/12°		29°/13°		26°/10°	
Ae. ovata	Колошение—цветение, 24 V	36	70.2	45	69.7	32	66.4	28	68.2	46	67.2	37	68.3
Ae. triaristata		49	77.2	65	77.6	66	76.5	54	74.2	78	77.3	62	76.6
Ae. biuncialis		53	73.4	56	70.8	47	70.1	57	70.3	67	67.9	56	70.5
Температура воздуха /психрометрическая разность		22°/6°		26°/9°		27°/10°		30°/12°		31°/12°		27°/10°	
Ae. ovata	Цветение—плодообразование, 2 VI	22	66.3	20	65.6	22	60.8	19	56.6	15	60.2	24	61.9
Ae. triaristata		32	71.6	57	74.2	43	71.5	38	70.3	39	71.4	41	71.8
Ae. biuncialis		23	67.7	25	66.9	20	62.7	24	63.3	20	63.4	22	64.8
Температура воздуха /психрометрическая разность		25°/7°		29°/10°		32°/13°		34°/16°		34°/15°		31°/12°	
Ae. ventricosa	Кущение, 4 V	44	82.5	53	80.4	57	79.5	56	77.9	59	79.6	54	80.0
Ae. crassa		50	80.9	67	81.4	54	80.3	63	77.0	47	77.6	56	79.4
Ae. sharonensis		45	77.2	53	77.9	53	77.4	63	77.6	48	76.4	52	77.3
Температура воздуха /психрометрическая разность		19°/4°		29°/13°		26°/9°		26°/9°		27°/11°		25°/9°	

ТАБЛИЦА 5 *(продолжение)*

Названия видов	Фазы, даты наблюдений	Часы наблюдений											
		9		11		13		15		17		средние	
		транспирация	% влаги	транспирация	% влаги	транспирация	% влаги	транспирация	% влаги	транспирация	% влаги	транспирация	% влаги
Ae. ventricosa	Колошение—цветение, 30 V	61	73.5	63	67.3	48	67.7	55	67.2	58	67.3	57	68.6
Ae. crassa		45	69.1	50	70.2	50	68.4	52	68.8	51	67.3	50	68.8
Ae. sharonensis		33	71.9	32	71.9	32	69.8	27	70.8	41	68.8	33	70.6
Температура воздуха /психрометрическая разность		26°/9°		30°/12°		33°/15°		33°/16°		33°/16°		31°/14°	
Ae. ventricosa	Плодообразование, 14 VI	31	66.6	21	66.9	17	65.9	20	63.8	29	62.6	24	65.2
Ae. sharonensis		18	70.0	22	68.7	16	68.5	19	61.1	19	65.1	19	67.7
Температура воздуха /психрометрическая разность		23°/9°		28°/13°		31°/16°		32°/15°		33°/18°		29°/14°	
Ae. ovata	Кущение, 5 V	58	80.7	61	79.0	70	78.0	67	79.1	51	77.6	61	78.9
Ae. speltoides		47	81.6	65	79.9	66	78.7	58	76.8	62	77.4	60	78.9
Ae. squarrosa		42	83.4	63	77.7	67	77.5	68	75.7	65	75.0	61	77.9
Температура воздуха /психрометрическая разность		19°/4°		25°/8°		28°/11°		29°/11°		30°/12°		28°/9°	
Ae. ovata	Цветение, 29 V	42	68.2	54	67.6	37	66.1	35	66.0	38	66.5	41	66.9
Ae. speltoides		44	70.1	42	72.0	36	67.2	30	67.9	48	67.6	40	69.0
Ae. squarrosa		50	67.5	55	65.8	55	65.5	45	65.3	55	62.4	52	65.3
Температура воздуха /психрометрическая разность		29°/11°		32°/14°		35°/17°		36°/18°		36°/18°		34°/16°	
Ae. ovata	Плодообразование, 13 VI	22	67.7	32	67.4	32	63.9	26	67.7	17	63.6	26	66.1
Ae. speltoides		22	67.6	23	67.3	26	64.6	25	66.2	27	64.5	25	66.0
Ae. squarrosa		30	64.1	30	63.4	23	63.8	19	64.3	28	63.4	26	63.8
Температура воздуха /психрометрическая разность		20°/7°		25°/9°		28°/13°		29°/14°		31°/16°		27°/12°	

ТАБЛИЦА 6

Интенсивность транспирации (в мг на 1 г сырого веса в 1 мин.) и содержание влаги в нижних, средних и верхних листьях видов *Aegilops* на разных фазах их развития, но при одновременном определении, в 1961 г.

Виды, даты наблюдений	Фазы	Часы наблюдений											
		9		11		13		15		17		средние	
		транспирация	% влаги	транспирация	% влаги	транспирация	% влаги	транспирация	% влаги	транспирация	% влаги	транспирация	% влаги
Ae. ovata, 16 VI	Кущение	40	72.7	29	72.2	38	69.1	35	67.3	47	67.4	38	68.7
	Колошение	29	69.1	29	68.7	22	64.7	27	64.9	37	66.0	25	66.7
	Плодообразование	20	64.6	17	64.3	17	62.5	16	60.2	16	61.1	17	62.5
Температура воздуха /психрометрическая разность		24°/10°		28°/15°		30°/16°		32°/17°		32°/16°		29°/15°	
Ae. speltoides, 21 VI	Кущение	31	71.4	27	71.8	20	72.3	27	68.0	29	67.4	26	70.2
	Колошение	19	67.1	19	66.3	16	65.1	17	64.8	19	65.8	18	65.8
	Плодообразование	14	64.4	14	62.6	12	60.9	12	59.9	11	62.0	13	61.0
Температура воздуха /психрометрическая разность		27°/10°		31°/11°		34°/16°		35°/15°		33°/17°		32°/14°	
Ae. ventricosa, 20 VI	Кущение	37	75.8	26	73.5	21	70.9	26	66.0	36	69.7	29	71.2
	Колошение	31	67.4	18	64.1	18	61.1	17	57.7	16	60.7	20	62.2
	Плодообразование	20	63.2	14	58.6	14	58.6	13	56.7	13	59.3	15	59.3
Температура воздуха /психрометрическая разность		25°/8°		31°/13°		33°/15°		35°/18°		34°/18°		32°/14°	

В самом деле, в фазе кущения испарение растениями влаги было максимальным; в это время у них были развиты только нижние (и отчасти средние) листья, отличавшиеся наиболее высокой интенсивностью транспирации. В фазах колошения—цветения расход влаги был сниженным, так как в это время нижние листья завяли или высохли и у растений функционировали только средние и верхние листья, которые транспирировали менее интенсивно, чем нижние во время кущения.[1] И, наконец, в фазе плодообразования расход влаги был наименьшим, так как в это время на стеблях растений оставались только единичные, самые верхние листья, интенсивность транспирации которых была минимальной.

Таким образом, оказывается, что у видов *Aegilops* интенсивность транспирации постепенно снижалась от нижних листьев к верхним, что нижние листья испаряли наиболее, а верхние наименее интенсивно. Это дополнительно подтверждается данными табл. 7, которые не требуют особых пояснений. Нужно только отметить, что эти показатели были получены в утренние часы, в начале колошения, когда все листья растений (нижние, средние и верхние) были еще свежими. Достоверность разницы цифр, приведенных в последних двух графах табл. 7, не вызывает сомнений. Каждая из этих цифр представляет собой среднюю арифметическую из 20 исходных. Причем во всех случаях соотношения всех или почти всех исходных цифр были подобны соотношениям средних.

Постепенное снижение интенсивности транспирации от нижних листьев к верхним было связано с постепенным уменьшением оводненности этих листьев (оводненность нижних листьев была максимальной, верхних — минимальной, табл. 5—7), а также с увеличением их сосущей силы. Величины сосущей силы нижних листьев были 6—9 (10) атмосфер, средних 8—11 и верхних 12—15 атмосфер (табл. 8—9; первую из них следует связывать с табл. 5, а вторую с табл. 6).

В общем, из сказанного выше ясно, что постепенное снижение расхода эгилопсами влаги на испарение в более поздних фазах их вегетации (начиная примерно с фазы полного колошения [2]) обусловливалось: 1) постепенным засыханием листьев, т. е. сокращением испаряющей поверхности растений; 2) последовательностью засыхания листьев, которое начиналось с нижних, транспирировавших наиболее интенсивно, и обычно более многочисленных; 3) снижением интенсивности транспирации листьев, которое предшествовало их засыханию (табл. 4).

Постепенное сокращение испарения эгилопсами влаги наблюдалось обычно (у растений, посеянных в оптимальные сроки) во второй половине мая и в июне, т. е. в период значительного усиления напряженности факторов иссушения (снижение влажности воздуха и почвы и повышение дневных температур). Однако засыхание листьев, которое несомненно играло основную роль в сокращении расхода влаги, обусловливалось преимущественно внутренними факторами и не было связано с недостатком влаги в почве.

В этом нетрудно убедиться, исходя из данных табл. 6. Эти данные относятся к растениям, которые росли на нашем участке рядом, но находились в один и тот же день, и притом в июне (например, 16 VI или 20 VI),

---

[1] Материалы, представленные в таблицах, не всегда соответствуют этой схеме (правило не без исключений). Так, по данным табл. 4, у *Ae. columnaris* транспирация и содержание влаги в фазе колошения были примерно такими же, как в фазе кущения. Это объясняется тем, что *Ae. columnaris* был посеян поздно и развивался медленно. Стебли его выколашивались постепенно. В день наблюдений (1 VI) только часть стеблей была с колосьями. На многих стеблях нижние листья были еще свежими, содержание в них влаги еще не снизилось. По существу растения находились не в фазе полного колошения, а в состоянии переходном между кущением и колошением.

Все сказанное относится и к *Ae. triaristata* (табл. 5), посеянному в довольно поздний (для него) срок и в связи с этим развивавшемуся медленно, значительно медленнее, чем *Ae. ovata* и *Ae. biuncialis*.

Следует вообще отметить, что в ряде случаев виды, транспирация которых определялась в один и тот же день, фенологически, т. е. по фазам развития несколько отличались друг от друга. Так, например, 30 V 1961 (табл. 5) у среднеспелых *Ae. ventricosa* и *Ae. sharonensis* колошение было в самом разгаре, а у скороспелого *Ae. crassa* оно уже заканчивалось.

[2] Снижение интенсивности транспирации нижних листьев в связи с их обезвоживанием (перед засыханием) начиналось конечно в фазе колошения, так как в начале цветения эти листья обычно были уже сухими.

ТАБЛИЦА 7

Интенсивность транспирации (в мг на 1 г сырого веса в 1 мин.) и содержание влаги в нижних и верхних листьях видов *Aegilops* в начале колошения, в 10—12 час.

Даты наблюдений	Виды, ярусы листьев	Транспирация	% влаги
	Ae. ovata		
17 VI 1961	Нижние листья	38	72.3
	Верхние листья	21	65.4
	Температура воздуха /психрометрическая разность 26°/8°		
	Ae. speltoides		
19 VI 1961	Нижние листья	29	73.2
	Верхние листья	21	65.1
	Температура воздуха /психрометрическая разность 29°/11°		
	Ae. squarrosa		
27 V 1961	Нижние листья	64	74.9
	Верхние листья	52	65.4
	Температура воздуха /психрометрическая разность 29°/10°		
	Ae. crassa		
13 V 1962	Нижние листья	35	78.3
	Верхние листья	32	71.7
	Температура воздуха /психрометрическая разность 23°/8°		

ТАБЛИЦА 8

Сосущая сила (С. С.) нижних, средних и верхних листьев в разных фазах развития видов *Aegilops* в полуденные часы; 1961 г.

Виды	Даты	Фазы	С. С.	Даты	Фазы	С. С.	Даты	Фазы	С. С.
Ae. squarrosa	8 V	Кущение	6	27 V	Колошение	9	14 VI	Плодообразование	13
Ae. ventricosa	»	»	6	»	»	8	14 VI	То же	15
Ae. speltoides	»	»	6	»	»	8	13 VI	»	13
Ae. sharonensis	15 V	»	8	»	»	9	3 VI	»	12
Ae. caudata	»	»	7	24 V	»	8	»	»	—
Ae. biuncialis	»	»	7	»	Цветение	9	3 VI	Плодообразование	14
Ae. ovata	»	»	8	»	»	9	14 VI	То же	14
Ae. columnaris	»	»	8	3 VI	Колошение	10	14 VI	»	—
Ae. triaristata	»	»	8	»	»	9	14 VI	»	—

ТАБЛИЦА 9

Сосущая сила (С. С.) нижних, средних и верхних листьев в разных фазах развития видов *Aegilops*, но при одновременном определении, в полуденные часы; 1961 г.

Виды	Даты	Фаза	С. С.	Фаза	С. С.	Фаза	С. С.
Ae. ovata	17 VI	Кущение	8	Колошение	9	Плодообразование	14
Ae. speltoides	19 VI	»	9	»	11	То же	14
Ae. ventricosa	19 VI	»	10	»	11	»	15

в различных фазах — кущения, полного колошения и плодообразования. Такое фенологическое разнообразие растений определялось тем, что они были посеяны в разные сроки: поздние (в день наблюдений они находились в фазе кущения), средние (были в фазе полного колошения) и относительно ранние (находились в фазе плодообразования).

Но для нас наиболее существенно то, что засыхание листьев шло у этих растений, так сказать, обычным порядком. У растений, находившихся в фазе кущения, все листья были свежими, засыхание их еще не начиналось, у выколосившихся растений нижние листья были сухими или полусухими, а у растений в фазе плодообразования засыхание и опадение листьев уже заканчивалось, на стеблях оставались только самые верхние листья. Совершенно очевидно, что в данном случае засыхание листьев у эгилопсов не было связано с недостатком влаги в почве, так как все растения росли рядом, на одной и той же полоске земли, в одинаковых условиях (почвенных и иных). К тому же, опыты показали, что никакие достаточно обильные поливы растений, как правило, не сопровождаются приостановкой или хотя бы замедлением засыхания листьев. Наконец, следует напомнить, что у эгилопсов одновременно с засыханием листьев на стеблях с колосьями нередко продолжался рост и выколашивание новых, молодых стеблей. При недостатке влаги в почве эти молодые стебли вряд ли могли бы развиваться.

Все только что сказанное достаточно хорошо подтверждает зависимость засыхания листьев у видов *Aegilops* от внутренних факторов. Но эта зависимость конечно не абсолютная. По данным наших ориентировочных наблюдений, при умеренных температурах засыхание листьев у эгилопсов несколько замедляется. А при явном недостатке влаги в почве этот процесс ускоряется.

Как подчеркивалось уже не раз, постепенное засыхание листьев у эгилопсов по времени совпадало с постепенным формированием у них цветков и цветением. Синхронность этих двух процессов, конечно, не случайна. Она свидетельствует об их глубокой связи, о том, что внутренние факторы, обусловливающие обезвоживание и засыхание листьев, теснейшим образом связаны с внутренними факторами формирования цветков и цветения.

Значение этой связи в жизни видов *Aegilops* может быть понято на основе сложившихся представлений о критическом периоде у растений по отношению к недостаточному водоснабжению. Дело в том, что многие растения, в частности пшеница, особенно остро нуждаются в обильном водоснабжении именно в период формирования цветков. Недостаток влаги в этот период, называемый критическим, приводит к глубоким структурным и физиологическим аномалиям важнейших частей цветка, в особенности тычинок и пыльцы, вследствие чего семенная продуктивность растений сильно снижается (Сказкин, 1961).

В связи с этим следует считать, что глубокая внутренняя связь между засыханием листьев и развитием цветков, проявляющаяся в синхронности этих двух процессов, имеет для видов *Aegilops* жизненно важное значение, так как засыхание листьев способствует прежде всего оптимальному водоснабжению цветков в период их формирования, а также во время цветения,[1] т. е. в критический период. Данное приспособление (т. е. засыхание листьев одновременно с развитием цветков) выработалось у видов *Aegilops* в ходе их эволюции в аридных условиях. Его значение в этих условиях особенно велико потому, что все эгилопсы являются относительно позднеспелыми. Они выколашиваются и цветут (как на нашем участке, так и в природе) обычно лишь в конце весны и в начале лета,

[1] У эгилопсов, как и у других злаков, «распускание» цветков, т. е. раздвигание цветочных и колосковых чешуй, одевающих цветки, осуществляется благодаря набуханию лодикул, для чего опять-таки требуется достаточное количество влаги.

когда напряженность факторов иссушения бывает значительно большей, чем в разгаре весны — во время их интенсивного кущения.

Тот факт, что все изучавшиеся нами виды *Aegilops* (изучением было охвачено 18 видов из 20) наделены данным приспособлением, весьма примечателен. Он с несомненностью свидетельствует о ксерофилизованности эгилопсов, о том, что все они, хотя и являются однолетниками-эфемерами, но никак не могут быть отнесены к числу мезофитов. Это не мезофиты, а ксеромезофиты (или гемиксерофиты). Как показали наши наблюдения, у типичных мезофитов никакого засыхания листьев во время цветения, как правило, не бывает.

В то же время, засыхание листьев одновременно с развитием цветков свойственно многим ксерофилизованным растениям средиземноморской флоры, по своему происхождению более или менее сходным с видами *Aegilops* (Григорьев, 1955). К числу этих растений относятся: многие *Cousinia*, *Convolvulus*, *Ferula*, некоторые *Phlomis* из подрода *Euphlomis*, *Eremostachys*, *Eryngium*, однолетние *Bromus*, некоторые виды *Hordeum*, в частности *H. bulbosum* L., а также пшеницы — дикорастущая *T. aegilopoides* (Link) Balansa и местные среднеазиатские сорта *T. aestivum* L. (*T. vulgare* Vill.). Здесь уместно напомнить, что *Triticum* и *Aegilops* связаны друг с другом весьма тесным родством.

Выводы

1. Род *Aegilops*, принадлежащий к флоре Древнего Средиземья, формировался в аридных условиях, преимущественно в Передней и Малой Азии. Он объединяет около 20 видов; все они являются однолетниками-эфемерами (нашим исследованием было охвачено 18 видов рода).

2. Эгилопсы — озимые растения, но по степени озимости они весьма разнообразны, так же как и по срокам полного созревания (а следовательно, и по продолжительности вегетации). Разница между наиболее скороспелыми и наиболее позднеспелыми видами по срокам их созревания (окончания вегетации) составляет примерно 30 дней. Все эгилопсы — растения ксерофилизованные, засухоустойчивые; по степени засухоустойчивости они, по-видимому, не отличаются существенно друг от друга.

3. Весь процесс индивидуального развития видов *Aegilops*, а также и видов *Triticum* (во всяком случае некоторых), слагается из двух этапов: 1-й этап (от всходов до колошения) характеризуется интенсивным ростом и функциональной активностью листьев (фотосинтез); на 2-м этапе (от полного колошения до созревания плодов) наряду с формированием цветков, цветением и плодообразованием листья постепенно засыхают. В конце 2-го этапа, т. е. во время созревания плодов (а иногда и раньше), растения обычно бывают совершенно безлистными.

4. Засыхание листьев одновременно с развитием цветков обусловливается преимущественно внутренними, а не внешними факторами и должно рассматриваться как приспособление, способствующее прежде всего лучшему водоснабжению цветков. Данное приспособление выработалось у видов *Aegilops* в ходе их эволюции в аридных условиях. Оно свойственно не только видам *Aegilops*, но и многим другим ксерофилизованным представителям флоры Древнего Средиземья.

ЛИТЕРАТУРА

Вигоров Л. И. (1953). Получение мягких пшениц и спельт из *Aegilops triuncialis*. Бот. журн., 5. — Волкова Е. Н. (1958). Особенности развития эфемеров в условиях Москвы. Тр. Инст. бот. АН ТуркмССР, 4. — Григорьев Ю. С. (1955). Сравнительно-экологическое исследование ксерофилизации высших растений. — Даева О. В. (1951). Ритм развития некоторых среднеазиатских растений в условиях Москвы. Тр. Главн. бот. сада АН СССР, 2. — Жебрак А. Р. (1957). Полиплоидные виды пшениц. — Жуковский П. М. (1928). Критико-систематиче-

ский обзор видов рода *Aegilops* L. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 18, 1. — Невский С. А. (1933). Агростологические этюды. IV. О системе трибы *Hordeeae*. Тр. БИН АН СССР, сер. 1. Флора и систематика высш. раст., 1. — Полковниченко А. Я. (1957). К вопросу о биологической природе эфемеров. Тр. Туркм. с.-х. инст., 9. — Попова Г. М. (1922—1923). Виды *Aegilops* и их массовая гибридизация с пшеницей в Туркестане. Тр. по прикл. бот. и селекц., 13, 1. — Розанова М. А. (1946). Экспериментальные основы систематики растений. — Сенянинова-Корчагина М. В. (1932). Карио-систематическое исследование рода *Aegilops*. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. 2, 1.— Сказкин Ф. Д. (1961). Критический период у растений к недостаточному водоснабжению. Тимирязевские чтения, 21. — Сорокина О. Н. (1934). Гибридизация эгилопс с пшеницей (литературный обзор). Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. 2, 6. — Сорокина О. Н. (1937). Плодовитый и константный 42-хромосомный гибрид *Aegilops ventricosa* × *Triticum durum* (к проблеме синтеза мягкой пшеницы). Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. 2, 7. — Ascherson P. (1902). *Aegilops speltoides* Jaub. et Spach und ihre Vorkommen in Europa. Ungar. Bot. Blätter, 1. — Bowden W. M. (1959). The taxonomy and nomenclature of the wheats, barleys and ryes and their wild relatives. Canad. Journ. Bot., 37, 4. — Chennaveraiah M. S. (1960). Karyomorphologic and Cytotaxonomic Studies in *Aegilops*. Acta Horti Gotoburgs., XXIII. — Eig A. (1929a). Monographisch-kritische Uebersicht der Gattung *Aegilops*. Repert. spec. novarum regni vegetabilis. Beihefte, LV. — Eig A. (1929б). *Amblyopyrum*. A new genus separated from the genus *Aegilops*. Agricult. Record № 2 of the P. Z. E. Inst. of Agricult. a. Natur. History, Tel-Aviv. — Eig A. (1936). *Aegilops* L. Die Pflanzenareale. Reihe 4, 4. — Kihara H. (1940). Verwandschaft der Aegilops-Arten im Lichte der Genomanalyse. Ein Überblick. Züchter, 12, 3. — Kihara H. (1954). Considerations on the evolution and distribution of *Aegilops* species based on the analysis method. Cytologia (Tokyo), 19. — Kihara H., M. Tanaka. (1958). Morphological and physiological variation among *Aegilops squarrosa* strains collected in Pakistan, Afghanistan and Iran. Preslia, 30, 3. — Lilienfeld F. A. (1951). H. Kihara: Genome analysis in *Triticum* and *Aegilops*. X Concluding review. Cytologia (Tokyo), 16. — Maire R. (1955). Flore de l'Afrique du Nord, III. — Oehler E. (1936). Untersuchungen an einem neuen konstant-intermediären additiven Aegilops-Weizenbastard (*Aegilotricum triuncialis-durum*). Züchter, 8, 2.— Thiebaut J. (1953). Flore libano-syrienne, 3.— Thompson W., E. Britton, J. Harding. (1943). The artificial synthesis of a 42 chromosome species resembling common wheat. Canad. Journ. Research, Sect. C. Bot. Sci., 21, 4.

Институт ботаники
Академии наук Узбекской ССР,
г. Ташкент.

A CONTRIBUTION TO THE ECOLOGY OF THE SPECIES OF THE GENUS *AEGILOPS* L (AS RELATED TO THE PROBLEM OF THE ECOLOGICAL NATURE OF ANNUAL EPHEMEROUS PLANTS)

By G. S. Grigorijev and L. E. Pausner

SUMMARY

The genus *Aegilops* comprises about 20 species of annual ephemerous plants; these species differ significantly from one another in the duration of vegetation; the most precocious species mature about a month earlier than the most serotinous ones.

All the species of *Aegilops* are winter plants, but they vary in the degree of their «winterness». They are all xerophilized plants. Their leaves gradually wither during the development of flowers, which is caused not by external, but by internal factors and should be regarded as an adaptation for achieving a more adequate water supply of flowers. This adaptive device is characteristic not only of the species of *Aegilops*, but also of many other xerophilized representatives of the ancient Mediterranean flora.

Д. И. Красильников

ДУБ ПУШИСТЫЙ *QUERCUS PUBESCENS* WILLD. В ЛЕСАХ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

С 4 рисунками

(Получено 18 XII 1961)

В описаниях дубрав Западного Кавказа присутствие дуба пушистого отмечается значительно реже, чем это имеет место в действительности. Причина этого заключается в сужении понятия пушистого дуба и в трудности опознавания его при ранней потере опушения. В литературе по систематике дубов объем данного вида трактуется весьма различно. Столь же неопределенен вопрос и об его синонимике.

Предложенной Шварцем (Schwarz, 1936—1937) таксономии мы уделяем особое внимание, так как она наиболее современна и взгляды его разделяются многими советскими ботаниками. Шварц отделяет *Quercus pubescens* от *Q. petraea*, отводя им место в разных секциях. Он включает пушистый дуб в секцию *Dascia*, но на другом основании, чем ее автор Кочи (Kotschy, 1858). Последний объединяет в этой группе опушенные дубы, в то время как Шварц признаку опушения не придает большого значения и включает в секцию *Dascia* дубы, обладающие своеобразной, по его мнению, формой пестика. По этому признаку он отделяет секцию *Dascia* от секций *Robur* и *Roburoides*.

По Шварцу, в секции *Dascia* столбики от самого основания раздельные, наиболее длинные, узкие, линейные, рыльце не расширенное; наблюдаемое же изредка небольшое расширение рыльца он приписывает влиянию гибридизации. Полную противоположность представляет форма столбиков в секции *Robur*. В этой секции столбики короткие, обычно соединенные от основания до рыльца в единую колонку или иногда раздельные и горизонтально отстоящие рыльца отогнуты под прямым углом к оси столбика и расширены до почковидных. В секции *Roburoides* столбики промежуточной формы: они свободны, начиная от основания, довольно узкие, но постепенно расширяются в лопатчатое или округленное рыльце. Описанные формы столбиков Шварц иллюстрирует рисунками (рис. 1).

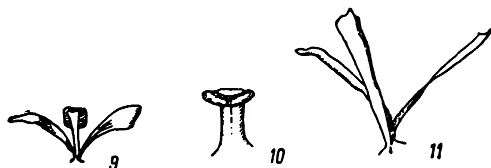


Рис. 1. Форма пестиков по Шварцу (Schwarz, 1936—1937).

9 — Quercus petraea; 10 — Q. robur; 11 — Q. macranthera.

Наши наблюдения противоречат описаниям и рисункам Шварца. Все, что мы видели в природе, в гербариях, на рисунках, в описаниях, свидетельствует о большом сходстве формы столбиков у пушистого, скального и черешчатого дубов. Степень отделения столбиков друг от друга и величина их последующего отгиба, длина столбиков, варьируют до такой степени, что на одной и той же ветви можно найти столбики с различными признаками. В подтверждение этого приводим фотографии пестиков *Q. robur* и *Q. pubescens* (рис. 2, 3).

Несоответствие признаков пестиков пушистого дуба изображениям Шварца наблюдается не только на Кавказе. Примером этого может также служить экземпляр мелколистной формы *Q. pubescens* с г. Олимп, хранящийся в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) — пестик у него такой формы, которая у Шварца показана для *Q. robur*. Подобной же формы пестик, т. е. типа *Q. robur*, изображен у дуба пушистого на рисунке Кочи (Kotschy, 1858). Не совпадает с рисунками Шварца и зарисовка пестиков Камю (Camus, 1934). В частности, в работе Камю отчетливо видно расширенное рыльце у пестика *Q. macranthera*, т. е. близкое по форме к рыльцу у *Q. robur*.

В описаниях Шварца имеются оговорки, которыми стираются границы между секциями. В описаниях же столбиков у секции *Dascia* случаи расширения их рылец без доказательств приписываются гибридизации.

Мы возражаем против отрыва дуба пушистого от дубов скального и черешчатого и отнесения его в секцию *Dascia*, в понимании Шварца.

Шварц расчленяет *Q. pubescens* на 3 подвида: один из них — ssp. *anatolica* Schw. — он указывает для востока Средиземноморья, в том числе для Кавказа; другой — ssp. *lanuginosa* Schw. — характерен для центрального и западного Средиземноморья и юга Западной Европы; третий — ssp. *palensis* Schw. — произрастает на крайнем юго-западе Европы.

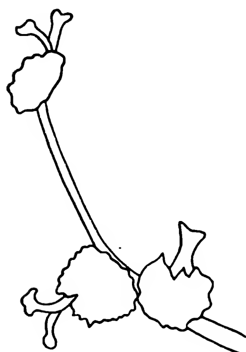


Рис. 2. Форма пестиков *Quercus robur*.

Пестики в одном соцветии, сомкнутые и отогнутые, рыльца расширенные.

Главными признаками, разделяющими ssp. *anatolica* и ssp. *lanuginosa*, по Шварцу, являются размер и форма листа: у ssp. *anatolica* листья «3—6 (редко более) см длины, 2—4 (и больше) см ширины», а у ssp. *lanuginosa* «6—9 (и более) см длины, 3.5—6 (и больше) см ширины»; у ssp. *anatolica* листья расширены в нижней и средней части, а у ssp. *lanuginosa* — в верхней. Общий облик ssp. *anatolica* более ксероморфный. Но и эти, наиболее четко выраженные признаки являются не вполне надежными, не всегда посредством их можно с уверенностью различить подвиды *anatolica* и *lanuginosa*. Очевидно, что листья 6—7 см длины могут принадлежать тому и другому подвиду; оговорка же Шварца о том, что в сухих местностях ssp. *lanuginosa* произрастает в виде кустарниковой формы и его листья становятся малыми и жесткими, с небольшими лопастями, еще более ограничивает возможность применения размера листа в качестве критерия этого подвида. Согласно Шварцу, обратнояйцевидная пластинка листа должна свидетельствовать о принадлежности данного дерева или кустарника к подвиду *lanuginosa*, свойственному центральному и западному Средиземноморью, южной и средней Европе. На самом деле в западном Средиземноморье и на юге средней Европы, где, по Шварцу, произрастает ssp. *lanuginosa*, обладающий обратнояйцевидной пластинкой листа, имеются формы *Q. pubescens* и с обратнояйцевидной пластинкой, и с пластинкой, расширенной в середине и у основания. С другой стороны, и в восточном Средиземноморье, в том числе на Кавказе, произрастает пушистый дуб как с обратнояйцевидной пластинкой листа, так и с пластинками другой формы. В изученных нами формах с западного Кавказа 20% образцов *Q. pubescens* имеют обратнояйцевидные листья. Следовательно, утверждение о существовании географических рас *Q. pubescens*, таких, как они описаны Шварцем, недостаточно убедительно.



Рис. 3. Форма пестиков *Quercus pubescens*.

Рыльца расширенные.

В тексте монографии Шварца имеются и другие факты, наталкивающие на сомнение. Так, он указывает, что в Крыму произрастают обе расы. Данные И. В. Новопокровского и М. М. Матвеевой (1938), а также наши, могут истолковываться с позиций Шварца как доказательство совместного произрастания двух географических рас. Но в сборы Новопокровского с Матвеевой и наши не могли попасть экземпляры с запада Средиземноморья или из Средней Европы, поэтому к такому неприемлемому выводу можно прийти только на основе таксономических построений Шварца.

Если мы возьмем другой, разделяющий подвиды признак — размер листовой пластинки, — то в этом случае мы встретимся с многочисленными фактами, противоречащими взглядам Шварца. Из 11 форм пушистого дуба, описанных И. В. Новопокровским и М. М. Матвеевой (1938), у 9 пластинка листа превышает максимальные размеры, указанные Шварцем для ssp. *anatolica*. По нашим данным, не более одной трети образцов укладывается в нормы, указанные Шварцем.

Высказывались сомнения в существовании *Q. crispata*, курчавые листья приписывались лишь порослевым побегам. Но теперь совершенно определенно можно сказать, что курчавые листья существуют не только у порослевых побегов и молодых

деревцов порослевого происхождения, так как установлен факт плодоношения на деревьях с курчавыми листьями.

Высказываются иногда предположения о тождестве *Q. crispata* Stev. и ssp. *anatolica* Schw. Такого тождества нельзя признать, так как Шварц рассматривает *Q. crispata* Stev. как одну из форм ssp. *anatolica*, а типичной форме этого подвида несвойственна курчавость.

Шварц устанавливает 2 параллельных ряда изменчивости листьев в направлении развития курчавости: короткий ряд в пределах ssp. *anatolica* и более длинный — в ssp. *lanuginosa*. В последнем подвиде курчавые дубы приурочены к v. *undulata*, которая разделяется на 2 формы. Одна из них — *dissecta* (Vuc.) Schw. — имеет перистораздельные листья с зубцами второго порядка на лопастях, другая — *prionola* (Beck.) Schw., с коротколопастными листьями, причем лопасти почти цельнокрайние. Листья у этой разновидности «средние или малые»; форма эта кустарниковая. В подвиде *lanuginosa* разновидности *undulata* соответствует f. *crispata* (Stev.) Schw. Признаком этой формы следует считать малый размер листьев — «3—6 (редко более) см длины» (это признак подвида) и сильное расчленение листа. Однако в природе в одном и том же насаждении можно встретить листья *Q.. crispata* различной степени расчленения и разных размеров, что делает трудным и нередко невозможным отнесение деревьев к той или иной форме.

Из всего изложенного следует, что пользоваться внутривидовой системой Шварца трудно ввиду недостаточной определенности признаков, предлагаемых им для характеристики таксонов. Более того, есть основание сомневаться в истинности географического распределения признаков, положенных в основу этой системы и, следовательно, в правильности системы в целом.

Из приведенных ниже материалов об изменчивости западно-кавказских опушенных дубов будет видно, что параллельно с варьированием прочности и густоты опушения изменяются и другие важные признаки. Это обстоятельство в сочетании со своеобразием опушения *Q. pubescens* (Красильников, 1957) говорит за то, что рубороидные опушенные дубы представляют весьма тесный круг форм, который нельзя разрывать и необходимо с большой осторожностью производить дробление внутри этой группы дубов.

Спорный дуб Н. Д. Троицкого *Q. calcarea* не нашел отражения в монографии Шварца. Не указан он и в академическом издании «Деревья и кустарники СССР». Но многими кавказскими исследователями признается его видовая самостоятельность, и он фигурирует в крупных работах по растительности Кавказа как дуб с определенной и своеобразной экологической физиономией и к тому же широко распространенный по обоим склонам западного Кавказа.

Н. Д. Троицкий (1931) усматривает ряд различий между своим известняковым дубом и пушистым. Эти различия экологические (известняковый дуб растет только на известняках, а пушистый не только на них) и морфологические: листья известнякового дуба крупнее, чем пушистого дуба; для них обычна сильная расчлененность, но с меньшим диапазоном изменчивости, чем у пушистого, опушенность слабая, особенно на побегах, есть различие в строении волосков. Указываемые Троицким отличия известнякового дуба от пушистого мы не можем считать достаточными для их видового обособления, тем более, что существование некоторых из этих отличий сомнительно.

Степень развития опушения не является резко разделяющим признаком, так как оно изменчиво в широких пределах и невозможно установить границы, где кончается одна степень опушения и начинается другая. Обычное, широко распространенное сбрасывание опушения при увеличении возраста листьев не имеет каких-либо ясных градаций; на одном и том же дереве и даже на одной ветке можно наблюдать различную степень сбрасывания. Троицкий писал о большой опушенности стебля пушистого дуба, но не указал четкой грани для отделения одного вида от другого по признаку опушения стебля. Автентики известнякового дуба, хранящиеся в гербарии БИНа в Ленинграде, во многих случаях имеют хорошо развитое опушение на однолетних побегах.

Указанное Троицким различие в деталях опушения у дубов известнякового и пушистого нами не обнаружено, несмотря на тщательные поиски. Установленный нами тип опушения пушистого дуба описан ранее (Красильников, 1957). Характерной чертой опушения известнякового дуба, по Троицкому, является закручивание волосков вокруг оси, изогнутость («смятость») их лучей, в силу чего они сцепляются друг с другом и образуют при опадении весьма характерные комковатые скопления («сбиваются в крупные клочья»). Но точно такие же комки, «клочья» можно видеть при оголении листьев пушистого дуба. По этому признаку известняковый и пушистый дубы невозможно отделить друг от друга.

Значительную расчлененность листовой пластинки известнякового дуба нельзя считать типичной для него, так как в числе его рас Троицкий указывает и расу, сравнительно мало расчлененную (рис. 4). Она, возможно, идентична *Q. polycarpa* Schw. (Красильников, 1959).

Важнейшим аргументом в пользу выделения известнякового дуба как самостоятельного вида послужило для Троицкого соображение об его экологическом своеобразии. Действительно этот дуб произрастает только на известняках. С другой стороны, присутствие известнякового дуба не является обязательным для карбонатных грунтов.

В Крыму, как сообщает сам Троицкий, на них может расти пушистый дуб, относящийся там безразлично к содержанию в почве извести; на Кавказе, кроме *Q. pubescens*, на них произрастают *Q. petraea*, *Q. iberica* и длинноплодоножковые дубы. Наличие карбонатного грунта, очевидно, еще недостаточно, для того чтобы обеспечить произрастание известнякового дуба — не на всяком известняке или мергеле растет известняковый дуб, а лишь там, где карбонатный грунт сочетается с другими благоприятными для него условиями, которые неблагоприятны для других дубов. Известняковый дуб — гемиксерофит; об этом свидетельствует морфология его листьев и характер мест произ-

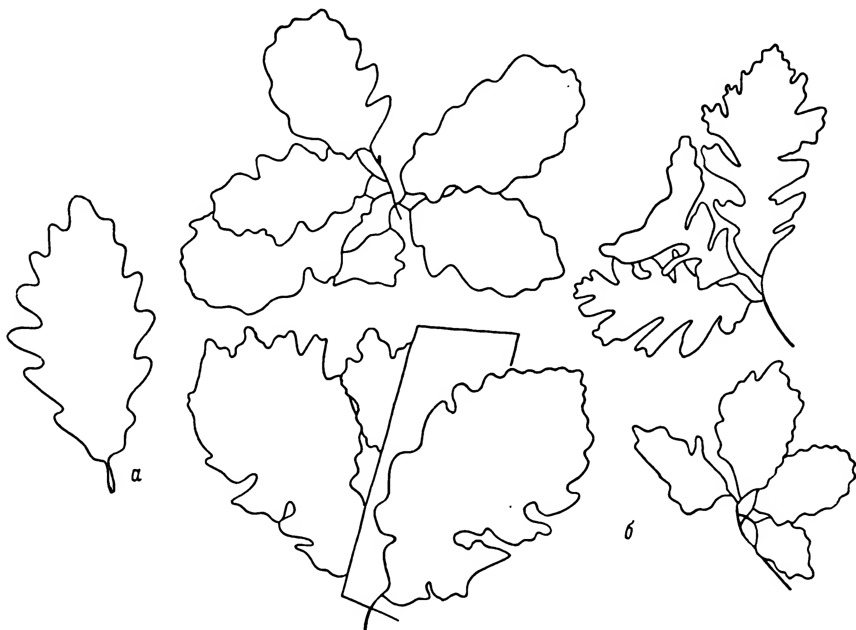


Рис. 4. Форма листьев у видов *Quercus*.

а — разновидность *Q. calcarea* с малорасчлененными листьями (по Троицкому, 1931); *б* — *Q. pubescens* из популяции с горы Ахун.

растания. Все известные нам места произрастания известнякового дуба засушливого характера, это хорошо освещенные крутые склоны, скалы, вершины хребтов.

Пушистый дуб в Крыму произрастает на карбонатных и силикатных грунтах; это же отмечено и для Средиземноморья, но на склонах Штирийских Альп пушистый дуб — строгий кальцефил. Исходя из подобных наблюдений, можно так истолковывать экологические и таксономические отношения между дубами известняковым и пушистым. В Крыму и на Кавказе пушистый дуб в районах и местоположениях с оптимальными для него условиями произрастает на грунтах обычного типа, а в районах климатически менее благоприятных — только на известняках. В этом случае отпадает необходимость выделения особого вида, произрастающего только на известняках, это тот же пушистый дуб, избирающий карбонатные грунты в районах и местоположениях вне своего климатического оптимума. В местностях за пределами его оптимума у пушистого дуба естественно наблюдается ослабление опушения — значительное уменьшение опушенности стебля, а также более раннее и более полное опадение опушения с пластинки листьев. Кроме того, увеличиваются размеры листьев и уменьшается их жесткость. Все эти изменения явно связаны с изменением условий произрастания — уменьшением засушливости. На протяжении ареала пушистого дуба мы вправе ожидать морфологических изменений, отражающих эту главную причину его изменчивости. Можно думать, что с уменьшением или увеличением засушливости мест произрастания связаны те или иные морфологические особенности, однако, совершенно недостаточные для выделения особых видов.

В работе Новопокровского и Матвеевой (1938) уделено много внимания внутривидовой систематике дуба пушистого. Останавливает внимание то обстоятельство, что эти авторы сближают известняковый дуб не с пушистым, а со скальным, а именно с его v. *pinnatisecta* N. et M. Но они не анализируют особенности опушения, по-видимому, этот признак ими не принимается во внимание. Об этом свидетельствуют также определения Новопокровским некоторых гербарных экземпляров дуба, хранящихся в гербарии БИНа. Относительно таксономии дуба пушистого эти авторы не высказывают категорически своего мнения: они лишь констатируют существование двух точек

зрения — В. П. Малеева (1935), сближающего дуб пушистый со скальным, и Шварца (Schwarz, 1936—1937), переносящего дуб пушистый в другую секцию. Они лишь решительно утверждают, что дуб пушистый нельзя рассматривать как подвид или разновидность дуба скального.

Помимо уже освещенных нами внутривидовых систем дуба пушистого, разработанных Шварцем, Троицким, Новопокровским и Матвеевой, мы считаем необходимым кратко остановиться на работах Ашерсона и Гребнера и Вукотиновича.

Ашерсон и Гребнер (Ascherson u. Graebner, 1908—1913) разделяют дуб пушистый на разновидности и формы, которые довольно полно охватывают амплитуду его изменчивости. В отличие от многих авторов они описывают их и дают ключ, чем предоставляют читателю возможность оценить степень самостоятельности выделяемых ими разновидностей и форм и позволяют ориентироваться в их разнообразии. Но их видовая система дуба пушистого является формальной, не дает представления о его эволюции, она очень сложна, многоэтажна, трудна для практического использования, тем более, что описания форм крайне лаконичны. Главный же порок этой системы заключается в том, что материалом для ее многочисленных подразделений служат преимущественно элементы индивидуальной изменчивости.

Оригинальную систему опушенных гемиксерофитических дубов построил Вукотинович (Vucotinovič, 1883). Его система диаметрально противоположна системе Ашерсона и Гребнера: все его подразделения имеют ранг вида. Новым в системе Вукотиновича является выделение целой группы видов сидячецветных дубов по наличию у них удлиненной плодоножки; мы считаем, что это явление объясняется индивидуальной изменчивостью. У последующих авторов этот признак опушенных дубов почти не учитывался и природа его не получила освещения. Большинство видов Вукотиновича не получило признания и сведено позднейшими авторами к разновидностям и формам. Для нас виды Вукотиновича имеют большой интерес, так как многие из них близки западнокавказским опушенным дубам.

Описания Ашерсоном и Гребнером, а также Вукотиновичем форм пушистого дуба показывают большую общность между формами его на западном Кавказе, в Западной Европе и в Средиземноморье. Выявленная этими авторами изменчивость листьев и органов плодоношения чрезвычайно близка к тому, что мы наблюдали на западном Кавказе. Значительная генетическая близость западнокавказского дуба пушистого с европейско-средиземноморским не вызывает у нас сомнений.

Произведенные нами сборы по обоим склонам западного Кавказа позволили критически подойти к современным представлениям о систематическом составе пушистых дубов в западнокавказских лесах, а также к более общим вопросам их таксономии.

Установлено, что опушенные сидячецветные дубы распространены в лесах нижнего и среднего пояса гор по обоим склонам Кавказского хребта. На южном склоне граница их произрастания проходит несколько западнее Гагры, восточнее этого пункта опушенных дубов нет. На северном склоне они далеко продвигаются на восток, и, по-видимому, выходят за пределы западного Кавказа, соединяя западную часть их ареала на Кавказе с восточной (Дагестан).

В наших сборах имеются экземпляры с плотным, хорошо сохраняющимся опушением на листьях и одногодичных стеблях; с другой стороны, такие экземпляры, у которых стебель совершенно не имеет опушения, а на листьях оно рано опадает. Между этими крайними формами нет резкой границы — растения с опушением наибольшей интенсивности связаны постепенными переходами с растениями, имеющими минимальное опушение. Как правило, степень опушения стебля соответствует степени опушения листа, но наблюдаются случаи, когда при прочном опушении стебля листья рано и полностью сбрасывают его, и наоборот, при прочном опушении листьев стебель бывает в той или иной степени оголенным.

О связи опушения с другими признаками упоминалось уже выше. По мере усиления опушенности изменяются и другие важные признаки листьев, причем эти изменения носят количественный характер: не появляются и не исчезают какие-либо новые признаки. С усилением опушенности возрастает ксероморфизм листьев; уменьшается размер пластинки, увеличивается ее жесткость и расчлененность. Вместе с тем изменяются признаки, не имеющие прямого приспособительного значения, например, очертания листовой пластинки. Особенности опушенных дубов как гемиксерофитов лучше выражены у более сильно опушенных

особей. В целом картина их изменчивости дает достаточно оснований, чтобы усматривать наличие единой внутривидовой системы.

Сборы для изучения популяций производились нами на весьма ограниченных пространствах. Некоторые сборы были выборочными; ими мы стремились охватить разнообразие форм, произрастающих на пространстве в несколько десятков гектаров. Другие же сборы были сплошными и обычно производились по линии, пересекающей участок значительно меньшего размера (до 5 гектаров). В выборочные сборы попадали крайние вариации в пределах данной популяции. Они, очевидно, отражали характер популяции в предельных ее морфологических чертах. Материалы сплошных сборов более точно соответствовали составу популяции.

Б. А. Келлер (1951 : 449) писал о степных дубравах, что «нет ни одного дерева, которое было бы тождественно с другим в своих наследственных свойствах». Эту изменчивость в степных дубравах он считал индивидуальной изменчивостью. Такая же изменчивость наблюдается и в дубравах западного Кавказа, в частности, образованных дубом пушистым. Мы, в согласии с Келлером, признаем изменчивость такого рода индивидуальной и не придаем ей какого-либо таксономического значения. Наши сборы в пределах популяций подтверждают это положение. В качестве примера приведем результаты сборов в дубовом лесу вдоль вершины хребта в восточном секторе горы Ахун (около Сочи). Сбор производился на участке, размером около 1 гектара с однородной перегнойно-карбонатной почвой, образовавшейся на меловом известняке, и с однородным рельефом. Все деревья принадлежали к короткоплодовоножковой группе дубов с хорошо развитым, но часто непрочным опушением (*Q. pubescens*). О сильной изменчивости в пределах этой весьма узкой популяции свидетельствует рис. 4, *б*.

Нет сомнений, что все деревья на изученной площади принадлежат к племени, которое, возможно, не одно тысячелетие изолированно обитало на этом месте, окруженное с трех сторон мезофитными сообществами; из них был невозможен прилив «свежей крови». Малая подвижность желудей (даже при распространении их сойкой) и слабая летучесть пыльцы дуба (Федорова, 1950) обеспечивали длительное изолированное произрастание этой популяции. Современный ее состав формировался в процессе смены многих поколений и все ее особи безусловно близкие родственники. Все члены популяции произрастают в весьма сходных экологических условиях (сухость, хорошее освещение) и приспособились к ним; эта приспособительность морфологически выражается в опушенности листьев, которая имеется у всех особей популяции. Другие же признаки, по-видимому, менее подверженные отбору, как имеющие меньшее приспособительное значение, изменчивы. Если не знать, что образцы, изображенные на рисунках, собраны в непосредственной близости друг от друга, то при традиционном описании новых форм нетрудно отнести их к различным разновидностям и даже видам. Признав видом хотя бы один вариант изменчивости в данной популяции, придется признать видами и все остальные варианты, так как невозможно найти границы и критерии, по которым разные варианты принципиально отличались бы друг от друга. Следовательно, недопустимо становиться на путь поисков видов внутри подобных популяций; это неминуемо должно привести к выводу, что популяции — многочисленные скопления видов, что является абсурдом.

Мы думаем, что именно таким образом и создалось глубоко ошибочное представление о крайней таксономической раздробленности дубов. Сильная изменчивость со значительными уклонениями от доминирующих вариаций признаков, наблюдаемая у гемиксерофитной популяции из восточного сектора г. Ахуна, не является особенностью только этой популяции. Сильная индивидуальная изменчивость наблюдалась нами

в популяциях различной генетической и экологической природы. Элементы этих популяций настолько морфологически разнообразны, что среди них можно найти значительное количество форм, «разновидностей» и «видов» руброидных дубов, описанных различными систематиками для Европы и Средиземноморья. В связи с этим мы считаем, что систематика дубов (по крайней мере, европейских) требует коренного пересмотра.

Неудовлетворительность современного состояния внутривидовой систематики дуба пушистого определяется прежде всего тем, что авторы различных систем не отделяли индивидуальной изменчивости от групповой. С их точки зрения констатация у двух особей какого-либо морфологического различия достаточна для установления двух различных таксонов. С нашей точки зрения, первым вопросом, который надо решать при изучении внутривидовой систематики, это вопрос о природе изменчивости — является ли вариация признака результатом индивидуальной изменчивости или она свойственна группе растений, изолированных географически или экологически. Только изучение локальных популяций гарантирует правильное решение этого вопроса.

К индивидуальной изменчивости мы относим стойкие, наследственные изменения признаков растений, составляющие особенности отдельных особей внутри тех или иных групп. Эти особенности не являются обязательными для всех особей группы и, следовательно, не представляют отличительных признаков той или иной группы растений в целом. В этом смысле они должны быть противопоставлены особенностям растений, свойственным всем особям данной группы. Элементы индивидуальной изменчивости не имеют ареала. Эти элементы, как бы резко они не были выражены морфологически, не могут быть использованы в таксономии, так как они представляют явления индивидуальные, а таксономия имеет дело с явлениями групповыми. Элементы индивидуальной изменчивости, о которых мы здесь говорим, наследственны в отличие от изменчивости под влиянием преходящих внешних условий (погоды, освещения, температуры и т. п.); между тем, эту ненаследственную изменчивость систематики нередко используют для установления низших внутривидовых таксонов. Такого рода изменчивость, с нашей точки зрения, незаконно используется в систематике.

Изучение систем Шварца, Ашерсона и Гребнера, Вукотиновича, Новопокровского и Матвеевой и других, а также исследования гербарных образцов и наблюдения в природе убедили нас в том, что сложность таксономии опушенных робуроидовых дубов и ее крайняя расчлененность не соответствуют тому, что существует в природе. Мы не только не нашли материала для построения многоэтажной системы пушистого дуба, но испытали значительные трудности даже при обосновании всего лишь двух ее «этажей».

Вид, как понятие таксономическое, немыслим без разрыва с другой, подобной же таксономической единицей, без гиатуса; но в природе внутри вида нет полной однородности и нередко неоднородность достигает такой степени, что возникают групповые явления. На первых ступенях процесса видообразования образуются и накапливаются признаки различия, возникает и усиливается индивидуальная изменчивость; на следующих ступенях особи со сходными признаками могут группироваться, обособливаясь географически или экологически. В силу этого мы допускаем возможность установления более низкой, чем вид, таксономической ступени — подвида. Между видом и подвидом, по нашему представлению, имеется четкое различие: виды отличаются друг от друга определенными признаками — они не имеют переходов; подвидам же свойственны переходы, характер которых может быть выражен статистически.

По нашему мнению, неудачное решение вопросов внутривидовой систематики во многих случаях вызвано смешением двух понятий: измен-

чивости признаков и изменчивости растения — носителей признаков. Недооценка различий между этими понятиями привела к отождествлению классификации признаков и классификации растений. Классификационную группу листа могут составлять, например, листья с длинными лопастями. Классификационную группу растений могут образовывать особи с длиннолопастными листьями лишь в том случае, если такие растения объединены в группу, отделенную от других групп; отделение же от других растений может быть только географическое или экологическое. Если же растения с длиннолопастными листьями произрастают всюду, по всему ареалу вида, то они свойственны виду в целом и не составляют каких-либо группировок внутри вида.

Рассмотрение важнейших внутривидовых систем дуба пушистого и анализ имеющихся материалов приводят нас к следующему представлению о внутривидовой систематике дуба пушистого.

Признаком дуба пушистого, хорошо отделяющим его от весьма близкого к нему сидячецветного дуба (*Q. petraea*), является наличие опушения. Опадение опушения в период зрелости листа не может служить препятствием для определения дуба пушистого. Учитывая возможность весьма сильной потери опушения надо быть осторожным, осматривая листья и молодые ветви; при внимательном осмотре, особенно экземпляров «подозрительных» по морфологии листа или по условиям произрастания, ошибка будет исключена.

Нередко у дуба пушистого наблюдается курчавость листьев. На эту его особенность обратил внимание еще Х. Х. Стевен и другие ранние исследователи. Курчавые листья, сопряженные с их малыми размерами и жесткостью, можно наблюдать на обширнейшем пространстве от Дагестана до крайнего запада Средиземноморья. В распространении этого явления имеются дизъюнкции; оно наблюдается лишь в сухих районах и на открытых солнечных местоположениях. Площадь под насаждениями курчаволистного дуба много меньше, чем ареал всего дуба пушистого.

На основании наших материалов, мы считаем возможным установить у дуба пушистого два подвида: *Q. pubescens* subsp. *pubescens* comb. n. — дуб пушистый обыкновенный и *Q. pubescens* subsp. *crispata* (Stev.) Medw. — дуб пушистый курчавый. Между обоими подвидами существуют разнообразные переходные формы, которые можно встретить на границах их произрастания и в составе их насаждений. Оба подвида распространены по всему ареалу дуба пушистого. Имеются ли другие подвиды где-либо на пространстве его ареала (в западной части ареала) мы категорически сказать не можем, но считаем это мало вероятным. В пределах западного Кавказа курчавый дуб произрастает в наиболее аридных условиях на западе Черноморского побережья; в районе Геленджик—Новороссийск он входит в состав можжевеловых редколесий.

ЛИТЕРАТУРА

Гроссгейм А. А. (1945). Флора Кавказа, III. — Келлер Б. А. (1951). Основы эволюции растений. Наши степные дубравы. Избр. соч. — Красильников Д. И. (1957). Изменчивость листа у западно-кавказских дубов. Уч. зап естеств.-геогр. фак. Краснодарск. пед. инст., XIX. — Красильников Д. И. (1959). Произрастает ли на Северном Кавказе скальный дуб. Уч. зап. естеств.-геогр. фак. Краснодарск. пед. инст., XXIV. — Малеев В. П. (1935). Обзор дубов Кавказа в их систематических и географических отношениях и в связи с эволюцией группы. Бот. журн., 2 и 3. — Новопокровский И. В. и М. М. Матвеева. (1938). Дубы района Новороссийск—Геленджик, их экология, систематика и история. Уч. зап. биолог. н.-и. инст. при Ростовск. унив., 1. — Троицкий Н. (1931). Предварительные итоги изучения дубов Крымского государственного заповедника и прилегающего района южного берега Крыма. Журн. русск. бот. общ., 16, 4. — Федорова Р. В. (1950). Количественные закономерности в распространении ветром пыльцы дуба. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 46. — Ascherson P. u. P. Graebner. (1908—1913). Synopsis der Mitteleuropäischen Flora. — Camus A. (1934). Les Chênes. — Kotschy Th. (1858). Eichen Europas und des Orients. —

Schwarz O. (1936—1937). Monographie der Eichen Europas und des Mittelmeergebiets. Fedde, Repert, Sondh. — Vucotinovič L. F. (1883). Formae Quercuum croaticum in ditione zagrabiensi provenientes.

Краснодарский государственный
педагогический институт.

QUERCUS PUBESCENS WILLD. IN THE FORESTS OF THE WESTERN CAUCASUS

By D. I. Krassilnikov

SUMMARY

Quercus pubescens is very closely allied to *Q. petraea*. The complex intraspecific systems of *Q. pubescens* are not sufficiently well substantiated. In fact only one subspecies can be distinguished that is well delimited ecologically. It corresponds to *Q. crispata* Stev. not subdivided into varieties and forms.

Э. А. Штина и Н. Н. Болышев

СООБЩЕСТВА ВОДОРОСЛЕЙ В ПОЧВАХ СУХИХ И ПУСТЫННЫХ СТЕПЕЙ

С 1 рисунком

(Получено 8 VIII 1962)

В сухих степях и полупустынях на поверхности многих целинных почв временами образуются разрастания водорослей в виде тонких пленок и корочек. В общих чертах это явление неоднократно отмечалось (Келлер, 1926, 1938; Рихтер и Орлова, 1928; Еленкин, 1936, и др.). Однако конкретные данные о составе и количестве водорослей в почвах этих подзон пока немногочисленны и отрывочны и не идут в сравнение с подробными сведениями о водорослевых сообществах дерновоподзолистых почв и некоторых почв пустынной зоны.

Настоящая статья является попыткой дать предварительную характеристику водорослевых сообществ в некоторых почвах сухих и пустынных степей. С этой целью на территории Кустанайской области были взяты образцы следующих почв: темнокаштановой, каштановой, светлокаштановой и бурой.[1]

Характеристика исследованных почв

Темнокаштановая и каштановая разности отличаются друг от друга лишь по содержанию гумуса и окраске верхнего горизонта. Отсутствие четко выраженных различий в строении почвенного профиля темнокаштановой и каштановой почв позволяет некоторым исследователям объединять эти почвы в один подтип. Мощность горизонта А у данного подтипа почв колеблется в пределах 18—25 см; ниже залегает различной плотности горизонт В, нижняя граница которого прослеживается у тяжелосуглинистых и суглинистых разностей на глубине 55—60 см. Темнокаштановая и каштановая окраска, характерная для верхнего горизонта, постепенно с глубиной переходит в темнобурый и бурый цвет языковатых заклинков, проникающих нередко до глубины 100 см. Комковато-порошисто-пылеватая структура верхней 20-сантиметровой толщи сменяется в горизонте B_1 крупно- и среднеореховатыми отдельностями с ясно выраженным глянцем по граням структурных агрегатов.

Эти почвы отличаются от своих аналогов в европейской части СССР: а) наличием в почвенном профиле вертикальных трещин, по которым гумусированная масса (заклинки) проникает на большую глубину (70—100 см); б) отсутствием горизонта скопления белоглазки при условии высокого содержания углекислых солей кальция и магния в верхних слоях; в) содержанием на сравнительно небольшой глубине (60—70 см) легкорастворимых солей и наличием гипсового горизонта (80—90 см).

Уплотнение в горизонте B_1 и глянец на гранях структурных отдельностей указывают на солонцеватость темнокаштановых и каштановых почв Кустанайской области, которые формировались в особых естественноисторических условиях и приобрели ряд признаков и свойств, позволяющих выделить эти почвы в особую почвенную провинцию каштановых почв.

Как видно из данных табл. 1, количество гумуса колеблется в сравнительно небольших пределах (2.95—4.25%) при постепенном снижении содержания органического вещества с глубиной. Сумма поглощенных оснований у тяжелосуглинистых разностей составляет 25—30 мэкв, у почв легкого механического состава она равна 15—20 мэкв. В почвенном растворе и в поглощенных основаниях в горизонте B_1 присутствуют натрий и калий, что также указывает на солонцеватость рассматриваемых почв. Темнокаштановые и каштановые почвы бедны питательными элементами и в первую очередь фос-

[1] Почвенные анализы выполнены Н. Н. Болышевым в Московском университете; изучение водорослей проведено Э. А. Штиной в Кировском сельскохозяйственном институте.

фором, который в большей своей части находится в труднорастворимых соединениях с кальцием.

Следующей особенностью этих почв является щелочная реакция водной суспензии, обусловленная высоким содержанием карбонатов в почвенном профиле.

Анализ водной вытяжки (табл. 2) показывает, что в профиле каштановых почв на сравнительно небольшой глубине имеется заметное количество легкорастворимых

ТАБЛИЦА 1

Содержание гумуса, азота, фосфора, калия и pH почв сухих и пустынных степей

Почвы	Горизонт и глубина взятия образца (в см)	Гумус (в %)	Общий азот (в %)	Азот гидролизуемый (в мг на 100 г почвы)	P_2O_5 (в мг на 100 г почвы)	K_2O (в мг на 100 г почвы)	pH водной суспензии
Темнокаштановая, тяжелосуглинистая	A_1 0—10	4.25	0.25	49.0	1.3	9.9	8.32
	B_1 20—30	2.75	—	—	—	—	8.49
	B_2 40—50	2.31	—	—	—	—	8.92
Темнокаштановая, тяжелосуглинистая	A_1 0—10	3.98	0.21	37.4	1.0	11.31	8.25
	B_1 20—30	2.19	—	—	—	—	8.57
	B_2 40—50	1.93	—	—	—	—	8.79
Каштановая, тяжелосуглинистая	A_1 0—10	2.95	0.12	30.4	1.3	9.3	8.39
	B_1 35—45	1.41	—	—	—	—	8.91
	C 65—75	0.81	—	—	—	—	8.39

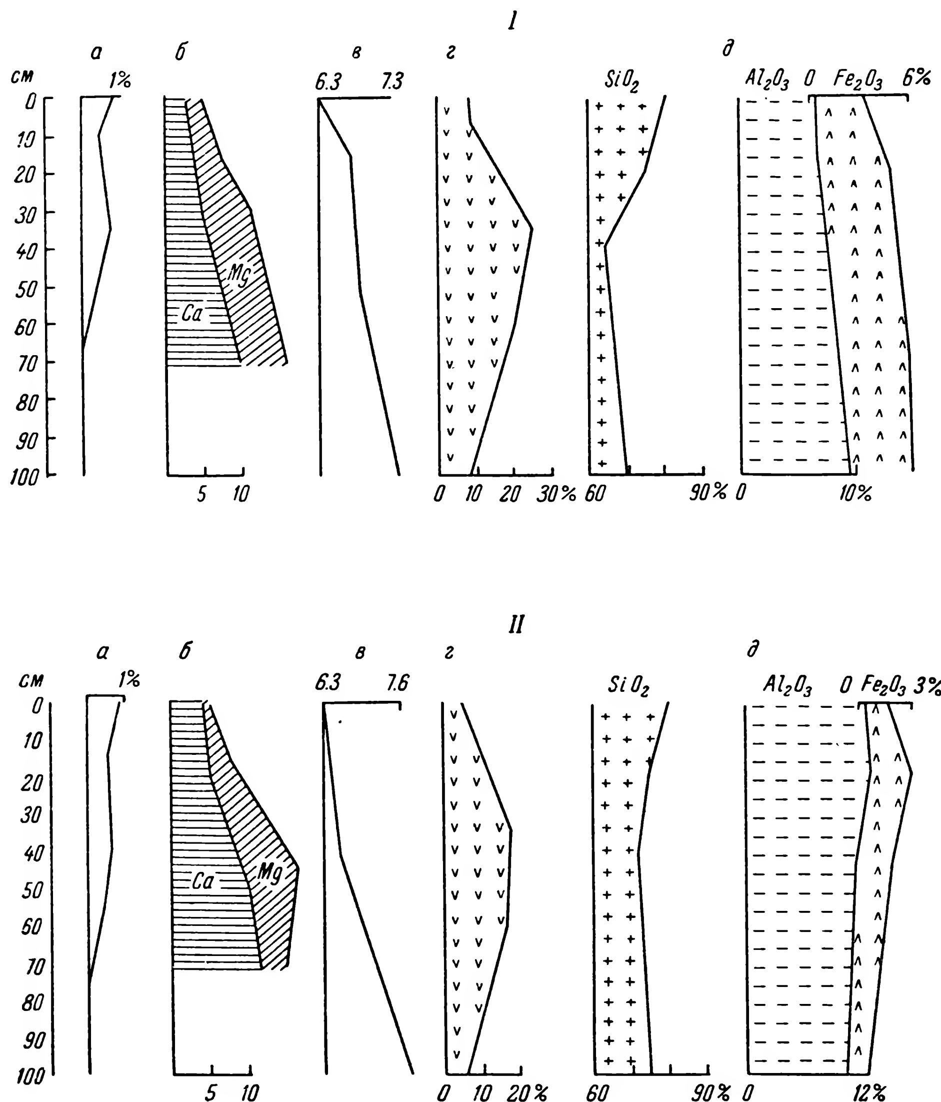
солей. Так, на глубине 65—75 см обнаружены хлориды в количестве 4 мэкв. Наряду с хлоридами содержится много сульфатов, максимум которых приурочен к нижним горизонтам профиля (130—150 см). Правда, в отдельных пунктах сульфаты встречаются в значительных количествах и на глубине 65 см. Основная масса анионов связана с калием и натрием. В разрезе № 200 на глубине 65—76 см щелочи в водных вытяжках составляют в сумме более 4%. В более глубоких горизонтах количество щелочей увеличивается. Наоборот, в верхних горизонтах щелочные катионы составляют незначительный процент.

ТАБЛИЦА 2

Химический состав водных вытяжек из темнокаштановых почв

Почвы	Номера разрезов и глубина взятия образца (в см)	Плотный остаток (в %)	Общая щелочность (HCO_3' в мэкв)	Cl' мэкв	SO_4'' мэкв	Ca'' мэкв	Mg'' мэкв	K' + Na' мэкв
Каштановая тяжелосуглинистая	200 A_1 0—10	0.07	0.57	0.06	0.27	0.70	0.16	0.4
	B_2 65—75	0.39	0.59	4.06	1.64	0.65	1.39	4.25
	B_3C 120—130	1.34	0.39	4.03	14.33	6.20	7.31	5.24
Темнокаштановая тяжелосуглинистая	232 B_1 20—30	0.10	0.64	0.03	0.56	0.60	0.57	0.06
	B_3 70—80	0.21	1.00	1.44	0.87	0.60	1.06	1.66
	C_1 120—130	1.15	0.41	3.13	14.20	6.40	7.89	3.45
	C_2 165—175	0.65	0.64	3.15	6.26	2.35	3.86	3.84
	290 B_3 65—75	0.28	0.96	2.22	1.16	0.90	0.74	2.70
	C_1 90—100	0.39	0.72	3.75	2.16	1.05	1.80	3.78
	C_2 150—160	0.69	0.49	4.93	5.63	2.30	1.72	7.03

Светлокаштановые и бурые пустынностепные почвы отличаются от вышеописанных ясно выраженной дифференциацией почвенного профиля на генетические горизонты; эти горизонты имеют ряд признаков, общих для светлокаштановых и бурых почв. Так, горизонт А имеет белесоватые оттенки в окраске и пластинчатолистовую структуру, распадающуюся при ударе на пороховато-пылеватые отдельности. Гори-



Профиль светлокаштановых (*I*) и бурых пустынностепных (*II*) почв.

а — гумус; *б* — поглощенные основания (в мэкв); *в* — pH на различной глубине; *г* — количество частиц размером 0.001 мм; *д* — валовое содержание полуторных окислов — кремния, алюминия и железа.

зонт B_1, как правило, отличается плотным сложением и более грубой комковато-ореховатой структурой, а также преобладанием красно-бурых оттенков. Карбонаты обычно рассеяны в нижней части почвенного профиля; в отдельных случаях у светлокаштановых разностей встречается белоглазка. Скопления легкорастворимых солей и гипса встречаются на разных глубинах, что связано с механическим составом или же солончаковатостью почв, обусловленной близким к дневной поверхности уровнем грунтовых засоленных вод.

Наряду с общими признаками между светлокаштановыми и бурыми почвами имеются и различия, заключающиеся в окраске верхнего горизонта и его мощности. Мощность горизонтов А—В у светлокаштановой почвы больше, чем у бурой, хотя у почв, имеющих один и тот же механический состав, она нередко совпадает.

Как видно из рисунка, светлокаштановые и бурые почвы содержат в верхнем горизонте мало гумуса; с глубиной отмечается снижение количества гумуса, а в горизонте B_1 — некоторое его увеличение, связанное с отложением здесь растворимых форм органических веществ, передвигающихся из верхнего горизонта с нисходящими токами воды. Поглощающий комплекс исследуемых почв насыщен кальцием и магнием, количество которого с глубиной резко возрастает. Та же закономерность выявляется и в отношении реакции водных суспензий: pH в нижних горизонтах достигает 7.6.

Данные механического анализа показывают, что в почвенном профиле светлокаштановых и бурых почв обособляется горизонт с повышенным содержанием ила; мощность этого слоя нередко достигает 70—80 см.

По данным валового анализа (см. рисунок), в верхнем горизонте (А) светлокаштановых и бурых почв обнаружено больше SiO_2, чем в нижележащих горизонтах. Увеличение содержания SiO_2 происходит вследствие вымывания из этого горизонта других окислов, в частности R_2O_3, а также CaO и MgO, которые в бо́льших по сравнению с SiO_2 количествах выносятся из верхней толщи почвенного профиля. Свободная кремнекислота обусловливает возникновение признаков, которые характерны для почв, формирующихся под влиянием процесса осолодения. При образовании светлокаштановых и бурых почв осолодение, как мы отмечали ранее (Болышев, 1955), протекает одновременно со степным процессом, причем последний играет второстепенную роль.

Сообщества водорослей в исследованных почвах

Темнокаштановые почвы. Для фитоценозов типчаково-ковыльных сухих степей характерны поверхностные водорослевые корочки, которые быстро появляются при увлажнении поверхности почвы атмосферными осадками. Эти корочки представляют собой сообщество синезеленых и диатомовых водорослей, названное А. А. Еленкиным (1936) «ностокосцитонемовым ценозом». Рассматривая водорослевые корочки солонцов, мы обозначили их как «диатомово-ностоко-сцитонемовый ценоз» (Штина и Болышев, 1960). В табл. 3 приведен анализ двух образцов корочек (слой почвы 0—1 см) с темнокаштановых почв. Соотношение массовых видов в корочках определяется не только числом клеток, но и их массой; поэтому для оценки роли отдельных групп водорослей в формировании корочек мы приводим как число клеток, определенное методом прямого счета, так и биомассу. Биомасса вычислена на основании объемов клеток, поэтому приняты во внимание только живые клетки, но не учтена масса слизи, входящей в состав колоний водорослей. Цифры табл. 3 и 5 представляют частные случаи и не претендуют на обобщающее значение; но они хорошо показывают примерную схему строения корочек как особой группировки водорослей.

В темнокаштановых почвах Кустанайской области обнаружено большое разнообразие водорослей (табл. 4), особенно синезеленых.

Преобладают нитчатые водоросли из порядка *Oscillatoriales* (*Phormidium*, *Plectonema*, *Oscillatoria*, *Lyngbya*), но постоянно присутствуют некоторые виды из порядка *Nostocales* (*Amorphonostoc punctiforme*, *Tolypothrix tenuis*), реже — виды порядка *Chroococcales* (виды *Synechococcus*). Зеленые и желтозеленые представлены видами-убиквистами; наиболее обычны одноклеточные формы. Диатомеи при ограниченном числе видов имеют значительное обилие во всем слое 0—10 см. Отмечается большое количество пустых панцирей (табл. 3).

В подповерхностных слоях (ниже 1 см) количество водорослей значительно меньше. Здесь отсутствуют наземные синезеленые. Очевидно, поэтому А. А. Рихтер и К. И. Орлова (1928) в образцах темнокаштановой почвы с глубины 1—5 см (окрестности г. Саратова) обнаружили только массу зеленых и диатомовых водорослей.

Т. Г. Попова (1957), исследовавшая водоросли супесчаной темнокаштановой почвы Алтайского края, не нашла в ней *Microcoleus vaginatus* и *Scytonema ocellatum*. Отсутствие двух форм, которые были массовыми во всех темнокаштановых почвах, исследованных нами, может быть объяснено только тем, что в пробы, обработанные Поповой, не попали

ТАБЛИЦА 3

Состав водорослевых корочек темнокаштановых почв
(в слое 0—1 см в 1 г почвы)

Водоросли	Разрез 23			Разрез 241а		
	количество (в тыс.)		биомасса (в μг)	количество (в тыс.)		биомасса (в μг)
	нитей	клеток		нитей	клеток	
Stratonostoc commune . . .	—	20	2.5	—	575	57.5
Scytonema ocellatum . . .	0.25	10	3.75	8.7	43.1	130
Phormidium spp.	26	244	1.5	2	60	0.4
Microcoleus vaginatus . . .	14.7	1.470	44.1	98.2	4.275	244.8
Всего синезеленых . . .	—	1.744	51.85	—	4.953	432.7
Одноклеточные зеленые	—	6	0.6	—	35	3.5
Navicula ssp.	—	46	4.6	—	44.3	4.4
Pinnularia borealis	—	34	34	—	40.5	40.5
Hantzschia amphioxys . . .	—	36	36	—	30.2	30.2
Всего диатомей	—	116	74.6	—	115	75.1
Итого		1866	127.05	—	5103.1	511.3
Пустых панцирей диатомей	—	—	—	—	520	—

поверхностные корочки. Несмотря на меньшее число видов в алтайской почве (всего 24), обусловленное меньшим числом проб, можно видеть значительное сходство основного комплекса почвенных водорослей в целинных темнокаштановых почвах Кустанайской области и Алтайского края (табл. 8).

ТАБЛИЦА 4

Число видов водорослей в почвах
темнокаштановой подзоны (в пределах Кустанайской области)

Почвы	Число проб	Число видов				
		сине-зеленых	зеленых	желто-зеленых	диатомовых	всего
Темнокаштановые	12	36	24	9	7	76
Степные солонцы	17	47	30	9	6	92
Количество общих видов .	—	31	22	8	6	67

Водорослевые сообщества темнокаштановых почв во многом сходны с сообществами солонцов. Однако, сравнивая темнокаштановые почвы и степные солонцы зоны темнокаштановых почв (те и другие в пределах Кустанайской области), можно видеть и специфические особенности группировок водорослей (Штина, 1960). Во-первых, в темнокаштановых почвах меньше видовое разнообразие водорослей, в частности синезеленых и зеленых (табл. 4). При этом, как показывает таблица, почти все виды зональной темнокаштановой почвы есть и в солонцах. Во-вторых, в темнокаштановых почвах значительно меньше диатомей: 86—116 тыс. клеток в 1 г поверхностного слоя против 250—400 тыс. в 1 г в солонцах.

В табл. 7, где сравнивается видовой состав водорослей рассмотренных почв, для темнокаштановых почв учтены наши данные по Кустанайской области, данные Т. Г. Поповой о целинной почве Алтайского края и отрывочные сведения Л. М. Зауера (1956), относящиеся к темнокаштановой почве северного Крыма.

Каштановые почвы. Здесь тоже интенсивно развиваются корочки «диатомово-ностоко-сцитонемового ценоза». Однако они несколько от-

личаются от корочек темнокаштановых почв по относительной роли слагающих их видов. Как показывают количественные анализы корочек (табл. 5 и 6) и прямые микроскопические наблюдения, в корочках каштановых почв относительно большая роль принадлежит *Microcoleus vaginatus* и видам *Phormidium* и несколько меньшая — *Stratonostoc commune*.

ТАБЛИЦА 5

Состав водорослевых корочек скаштановых почв (в слое 0—1 см в 1 г почвы)

Водоросли	Разрез 21, каштановая супесчаная почва			Разрез 22, каштановая почва		
	количество (в тыс.)		биомасса (в μг)	количество (в тыс.)		биомасса (в μг)
	нитей	клеток		нитей	клеток	
Stratonostoc commune	6[1]	34	3.5	8[1]	220	22
Scytonema ocellatum	0.5	10	7.5	12	240	180
Phormidium spp.	10	130	0.8	8.5	170	1.1
Microcoleus vaginatus	30	500	90	240	6920	720
Всего синезеленых	46.5	674	101.7	266.5	7550	923.1
Одноклеточные зеленые	—	26	2.6	—	56	5.6
Navicula spp.	—	10	1	—	8	0.8
Pinnularia borealis	—	36	36	—	8	8
Hantzschia amphioxys	—	40	40	—	32	32
Всего диатомей	—	86	77	—	48	40.8
Итого	—	786	181.3	—	7654	969.5
Пустых панцирей диатомей	—	480	—	—	144	—

Заметна некоторая тенденция к снижению абсолютного количества и относительного участия диатомей (табл. 6).

Общее количество видов, встреченных в каштановых почвах, уменьшается в сравнении с темнокаштановыми (табл. 7). Частично это зависит от меньшего числа проб. Однако сравнение видового состава (см. список, табл. 8) показывает, что в каштановых почвах почти не обнаруживаются виды, новые по сравнению с темнокаштановыми почвами. Наоборот, многие виды темнокаштановых почв уже не встречены в каштановых. Следовательно, при переходе от темнокаштановых почв к каштановым действительно происходит обеднение видового состава водорослей.

ТАБЛИЦА 6

Участие различных водорослей в формировании корочек

Водоросли	Биомасса (в % от общей биомассы)	
	темнокаштановые почвы	каштановые почвы
Microcoleus vaginatus	34—47	50—74
Stratonostoc commune	2—11	2
Scytonema ocellatum	3—25	4—18
Диатомовые	15—58	4—41
Зеленые	1	1

Светлокаштановые почвы. Еще Б. А. Келлер (1926) отмечал, что «ностоко-сцитонемовый ценоз» присутствует и на светлокаштановых почвах, хотя и не в таком изобилии, как на солонцах. Наши наблюдения, основанные, правда, на просмотре всего двух проб, показывают дальнейшее усиление тех изменений в составе корочек, которые наметились на каштановых почвах. Усиливается роль *Oscillatoriales*, особенно *Microcoleus vaginatus*, видов *Phormidium* и *Lyngbya*, уменьшается роль диатомей. Ослабляется развитие *Stratonostoc commune* и *Scytenema ocellatum*; вместо

[1] Число колоний.

того в плотных корочках, образованных синезелеными нитчатками, поселяются многочисленные микроскопические колонии *Sphaeronostoc microscopicum*. К сожалению, для корочек светлокаштановых почв не проведен количественный анализ, но указанные изменения легко обнаруживались при микроскопировании корочек.

Несколько уменьшается и степень разрастания водорослей как в пространстве, так и во времени. В почве, где нет корочек, а также под корочками преобладают виды-убиквисты, причем общее число их невелико (табл. 7).

ТАБЛИЦА 7

Видовой состав водорослей в некоторых почвах каштановой и бурой зон

Почвы	Число видов				
	сине-зеленых	зеленых	желто-зеленых	диатомовых	всего
Темнокаштановые	41	27	9	7	84
Каштановые	25	15	5	4	49
Светлокаштановые	17	14	5	4	40
Луговокаштановые	26	17	8	7	58
Бурые пустынностепные	28	19	7	6	60
Серобурые [1]	36	15	6	2	59

Бурые пустынностепные почвы. По развитию водорослей бурые почвы мало отличаются от светлокаштановых. Наземные корочки, встречающиеся в ассоциации белой полыни, образованы в основном жгутами *Microcoleus vaginatus*, среди которых обитают виды *Phormidium* (*Ph. tenue*, *Ph. foveolarum*, *Ph. autumnale*, *Ph. jadinianum* и др.) и иногда *Schizothrix* spp. *Stratonostoc commune* встречается изредка, только как сопутствующий вид, и даже в культурах не достигает значительного развития. *Scytonema ocellatum* в некоторых корочках совсем не обнаруживается прямым микроскопированием и появляется в культурах в небольших количествах. Диатомеи уже не имеют существенного значения. Зеленые и желтозеленые представлены широко распространенными видами-убиквистами. Можно заметить (см. табл. 7 и 8), что как общее число видов, так и видовой состав зеленых и желтозеленых водорослей не меняется от каштановых до серобурых почв.

Как всегда, наиболее разнообразны и обильны водоросли в верхнем горизонте почвы. Преобладание синезеленых наблюдается только в слое 0—1 см, ниже синезеленые почти отсутствуют. Например, в бурой почве под белой полынью горизонт B_1 содержал 14 видов водорослей, в том числе 8 видов зеленых, 4 желтозеленых, редкие экземпляры *Hantzschia amphioxys* и отдельные нити *Phormidium tenue*.

Бурая почва бэровского бугра из Прикаспия имеет некоторые особенности в сравнении с бурыми почвами Кустанайской области: в ней относительно меньше синезеленых, совсем не обнаружен *Stratonostoc commune*, зато отмечено присутствие двух видов *Gloeocapsa*, не встречающейся в бурых почвах Казахстана.

Луговобурая почва (разрез 23б) под полынно-типчаковой ассоциацией характеризуется более значительным развитием *Stratonostoc commune* и зеленых водорослей в сравнении с зональными бурыми почвами. В ней встречены 10 видов синезеленых, 7 зеленых, 2 желтозеленых и 3 диатомовых.

ТАБЛИЦА 8

Список водорослей, обнаруженных в исследованных почвах[1]

Водоросли	Темно-каштановые почвы	Каштановые почвы	Светло-каштановые почвы	Бурые почвы
Cyanophyta				
Synechococcus aeruginosus Näg.	К, А	К	К	К
S. cedrorum Sauv.	К	К	—	К, П
Synechocystis aquatilis Sauv.	А	—	—	—
Microcystis pulverea (Wood) Elenk.	К	К	К	К, П
Gloeocapsa minor (Kütz.) Hollerb.	—	—	—	П
G. minuta (Kütz.) Hollerb.	—	—	—	П
Amorphonostoc paludosum (Kütz.) Elenk.	К	—	—	—
A. punctiforme (Kütz.) Elenk.	К	К	—	К, П
Sphaeronostoc microscopicum (Carm.) Elenk.	К	К	К	К
Stratonostoc commune (Vauch.) Elenk.	К	К	К	К
S. linckia (Roth) Elenk.	—	—	—	П
Anabaena sp.	—	—	—	П
Scytonema ocellatum Lyngb.	К	К	К	К, П
Calothrix elenkinii Kossinsk.	К	—	—	—
Tolypothrix tenuis Kütz.	К	—	—	К
Oscillatoria sancta (Kütz.) Gom.	К	К	—	К, П
O. ornata (Kütz.) Gom.	К	К	К	К,П
Oscillatoria sp.	—	—	К	—
Borzia trilocularis Cohn.	А	—	—	—
Borzia sp.	К	—	—	—
Phormidium autumnale (Ag.) Gom.	К, А	К	К	К, П
Ph. corium (Ag.) Gom.	К	К		К
Ph. foveolarum (Mont.) Gom.	К, А, Кр	К	К	К
Ph. fragile Gom.	К	К		К
Ph. inundatum Kütz.	—	—	К	—
Ph. jadinianum Gom.	К, Кр	К	К	К
Ph. laminosum (Ag.) Gom.	К	—	—	—
Ph. lividum Näg.	Кр	—	—	—
Ph. molle (Kütz.) Gom.	Кр	—	—	—
Ph. retzii (Ag.) Gom.	Кр	—	—	—
Ph. tenue (Menegh.) Gom.	КА	К	К	К
Ph. tenuissimum Woronich.	К	К	К	К, П
Phormidium sp.	—	—	—	К
Lyngbya aerugineo-coerulea (Kütz.) Gom.	К	К	К	К
L. epiphytica Hieron.	К	—	—	—
L. martensiana Menegh.	К	К	—	—
L. versicolor (Wartm.) Gom.	К	—	—	—
Schizothrix arenaria (Berk.) Gom.	—	—	—	К
S. coriacea (Kütz.) Gom.	К	—	—	—
S. lenormandiana Gom.	А	—	—	—
Schizothrix sp.	К	—	—	—
Microcoleus chtonoplastes Thur.	—	К	—	—
M. paludosus (Kütz.) Gom.	К	—	—	—
M. tenerrimus Gom.	К	К	—	—
M. vaginatus (Vauch.) Gom. f. *vaginatus*	К	К	К	К, П
M. vaginatus f. *monticola* (Kütz.) Elenk.	К	—	—	—
Plectonema boryanum f. *hollerbachianum* Elenk.	К	К	—	К
P. edaphicum (Elenk.) Vaul.	К	К	К	К
P. nostocorum Born.	К	К	К	—
P. notatum Schmidle	К	К	К	К
Chlorophyta				
Chlamydomonas elliptica Korsch.	К	К	—	К
Ch. gelatinosa Korsch.	А	—	—	—
Ch. gloeogama Korsch.	К	К	К	П

[1] К — Кустанайская обл.; П — Прикаспий; А — Алтайский край (по Поповой, 1957); Кр — Крым (по Зауеру, 1956).

ТАБЛИЦА 8 (*продолжение*)

Водоросли	Темно-каштановые почвы	Каштановые почвы	Светло-каштановые почвы	Бурые почвы
Ch. reinhardii Dang.	А	—	—	—
Ch. sectilis Korsch.	К	—	—	—
Chlamydomonas spp.	К	К	К	К
Coccomyxa solorinae Chod.	К, А	К	К	К
Chlorosphaera angulosa (Corda) Klebs	—	К	—	К, П
Actinochloris sphaerica Korsch.	К	К	К	К
Chlorococcum humicola (Näg.) Rabenh.	К, А, Кр	К	К	К, П
Dictyococcus irregularis B.-Peters.	К	—	К	П
Chlorochytrium paradoxum (Klebs) G. S. West.	—	—	—	К
Macrochloris dissecta Korsch.	К	К	К	К, П
Trochiscia granulata (Reinsch) Hansg.	К	—	—	—
Fernandinella alpina Chod. em. Korsch.	К	—	—	—
Chloroplana terricola Hollerb.	К	—	—	—
Chlorella terricola Hollerb.	К, Кр	К	К	К, П
Chl. vulgaris Beijer.	К	К	К	К, П
Pleurococcus naegelii Chod.	К	К	К	—
Borodinella polytetras Mill.	К	К	К	—
Gloeotila mucosa Kütz.	—	—	—	П
Ulothrix tenerrima Kütz.	—	—	—	К
Hormidium dissectum (Gay) Chod.	К, А	К	К	К
H. flaccidum A. Br.	К, А	К	К	К, П
H. nitens Menegh.	К	—	—	К
Stichococcus bacillaris Näg.	К	—	—	—
S. minor Näg.	К, А	—	—	К
Gongrosira terricola Bristol	К	К	К	К
Cylindrocystis crassa De Bary	К	—	—	—
Cosmarium cucurbita f. *latior* W. et G. S. West	К	—	—	—
Cosmarium sp.	К	—	—	—
Xanthophyta				
Pleurochloris magna B.-Peters.	К	К	—	К
Chloridella neglecta Pasch.	К	—	К	К
Botrydiopsis arriza Borzi	К, А	К	—	К, П
Polyedriella helvetica Pasch.	К, А	—	—	—
Bumilleriopsis peterseniana Visch. et Pasch.	К, А	К	К	К
Heterothrix bristoliana Pasch.	К	К	К	К, П
H. exilis Pasch.	К, А	—	К	—
Tribonema sp.	—	—	—	К
Heterococcus chodatii Visch.	К	К	К	К, П
H. caespitosus Visch.	А	—	—	—
Bacillariophyta				
Stauroneis borrichii (B.-Peters.) Lund	К	—	—	—
Stauroneis sp.	—	—	—	К
Navicula mutica Kütz. var. *mutica*	К, А	К	К	К, П
N. mutica var. *nivalis* (Ehr.) Hust.	К	К	К	К
N. mutica var. *cohnii* (Hilse) Grun.	К	—	—	—
Navicula sp.	—	—	—	К
Pinnularia borealis Ehr.	К, А	К	К	К
Nitzschia hantzschiana Rabh.	К	—	—	—
Hantzshia amphioxys (Ehr.) Grun.	К, А	К	К	К, П

Выводы

Во всех исследованных почвах хорошо развиваются 2 группировки водорослей: а) наземные водоросли, образующие на поверхности почвы макроскопически заметные корочки и б) собственно почвенные водоросли, обитающие в толще почвы, среди почвенных частиц и обнаруживаемые культуральным методом. Первая группировка является эфемерной и более изменчивой, вторая — более или менее постоянной.

Сравнивая водорослевые сообщества разных почв, можно наблюдать определенные изменения их, связанные с зональностью (Штина, 1960). Появление корочек на поверхности почвы приурочено к периодам увлажнения. Поэтому при движении от темнокаштановых почв к югу соответственно уменьшению количества осадков уменьшается степень развития эфемерных сообществ водорослей и меняется их состав. На темнокаштановых почвах и солонцах основу корочек составляют синезеленые водоросли с значительной примесью диатомей; эдификаторами сообщества являются: *Microcoleus vaginatus*, *Scytonema ocellatum*, *Stratonostoc commune*, *Pinnularia borealis* и *Hantzschia amphioxys*. При переходе от темнокаштановых почв к бурым и дальше к серобурым происходят следующие изменения в сообществах водорослей: 1) сокращается общее число видов-эдификаторов; 2) снижается количество и уменьшается роль диатомей; 3) усиливается роль видов *Oscillatoriales*, особенно *Microcoleus vaginatus*; 4) уменьшается роль *Scytonema ocellatum* и *Stratonostoc commune* с постепенным исчезновением последнего.

Н. В. Сдобникова (1959), изучавшая почвенную альгофлору пустынно-степной подзоны Казахстана, тоже отмечает преобладание синезеленых, но не указывает *S. commune* в числе распространенных видов. А в пустынных серобурых почвах Е. Н. Троицкая (1961) совсем не встретила этот вид, так же как не обнаружен он и в большинстве других пустынных почв (Голлербах и др., 1956).

Состав водорослей, обитающих в толще почвы, представлен сравнительно ограниченным числом видов-убиквистов и не испытывает заметных изменений. Зональные изменения этой группировки водорослей состоят лишь в неуклонно идущем обеднении видового состава, обусловленном все более суровыми влияниями среды.

Количество водорослей в толще почв сухих степей и полупустынь невелико. Поэтому в данной зоне существенную роль в процессах почвообразования играют наземные корочки (Болышев, 1961). Роль водорослей тоже меняется в зависимости от их массы и состава. В частности, изменения в развитии *Nostocales*, среди которых имеется много азотфиксаторов, не могут не повлиять на процессы накопления и превращения азота в почвах (Штина, 1961).

ЛИТЕРАТУРА

Болышев Н. Н. (1955). Происхождение и эволюция почв такыров. — Болышев Н. Н. (1961). Роль водорослей в образовании почв. Вестн. Моск. унив., 2.— Голлербах М. М., Л. Н. Новичкова и Н. В. Сдобникова. (1956). Водоросли такыров. В сб.: Такыры Зап. Туркмении. — Еленкин А. А. (1936). Синезеленые водоросли СССР. — Зауер Л. М. (1956). О водорослях некоторых почв степного Крыма в связи с вопросом о роли водорослей в жизни почв. Уч. зап. ЛГУ, 213. — Келлер Б. А. (1923). Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. — Келлер Б. А. (1938). Главные типы и основные закономерности в растительности СССР. В сб.: Растительность СССР, 1. — Попова Т. Г. (1957). Почвенные водоросли осваиваемых старозалежных земель Западной Сибири. Тр. Биолог. инст. Зап.-Сиб. ФАН СССР, 3. — Рихтер А. А. и К. И. Орлова. (1928). Опыт учета флоры водорослей в почвах г. Саратова. Научно-агроном. журн., 5—6. — Сдобникова Н. В. (1959). Почвенная альгофлора как компонент основных фитоценозов пустынно-степной подзоны Казахстана. В сб.: Матер. первой сессии научн. совета по пробл. «Биолог. комплексы районов нового освоения. . .». — Троицкая Е. Н. (1961). Альгологическая характеристика некоторых почв Юго-Западных Кызылкумов. Вопр. биолог., 1. — Штина Э. А. (1960). Зональность в распространении сообществ почвенных водорослей. В сб.: Докл. сов. почвовед. к VII Международн. конгрессу в США. — Штина Э. А. (1961). Об участии водорослей в питании растений. Тр. Инст. микробиолог. АН СССР, 11. — Штина Э. А. и Н. Н. Болышев. (1960). Водоросли солонцов. Бот. журн., 11.

Кировский сельскохозяйственный институт
и Московский государственный университет.

ALGAL COMMUNITIES IN THE SOILS OF ARID STEPPES AND DESERT-STEPPES

By E. A. Shtina and N. N. Bolyshev

SUMMARY

Algal communities in the dark-chestnut, chestnut, light-chestnut and brown soils of the arid steppes and desert-steppes of the Kustanay Region of Kazakhstan have been studied. Following communities have been distinguished: a) thin surface crusts of algae; b) algae distributed throughout the soil. The former community is ephemerous and variable; occasionally it produces a considerable biomass. The latter community is more or less constant and its mass is insignificant. In the course of transition from dark-chestnut to brown and gray-brown soils the following changes are observed in the composition of the superterranean ephemerous communities: the total number of dominant species decreases; the role of the species belonging to the order *Oscillatoriales* (particularly, *Microcoleus vaginatus*) increases, while the role of diatoms decreases, as well as that of the species *Scytonema ocellatum* and *Stratonostoc commune*. The participation of the latter species diminishes down to its total disappearance. The zonal changes of the community distributed through the soil consist in the gradual impoverishment of the species composition in consequence of the deterioration of the water regime.

В ПОМОЩЬ НАРОДНОМУ ХОЗЯЙСТВУ СССР

Т. И. Санникова

ВЛИЯНИЕ УДОБРЕНИЙ НА БОТАНИЧЕСКИЙ СОСТАВ ТРАВОСТОЯ СУХОГО ЛУГА ПОЙМЫ р. СЕЙМ

Пойма р. Сейм достигает 8—12 км в поперечнике. Прирусловая, повышенная часть поймы выражена слабо. В центральной части поймы, частично занятой кустарником и лесом, выделяются луга высокого, среднего и низкого уровней. Притеррасная часть поймы обычно заболочена.

Опыты проводились на лугах (сенокосного использования) Льговской селекционно-опытной станции (Курская область). Опыт на сухом лугу высокого уровня центральной части поймы заложен в 1960 г.

Луга высокого уровня затопляются не каждый год, продолжительность затопления в 1960 г. 7 дней. Урожайность этих лугов невысокая, в среднем 8—12 ц/га и в наиболее урожайные годы 18—20 ц/га.

Растительный покров сухих лугов высокого уровня представлен группировками из низовых злаков, бобовых и разнотравья. Типичные злаки сухих лугов: овсяница *Festuca rubra* L., типчак *Festuca sulcata* Hack., тонконог Делявиня *Koeleria delavignei* Czern. Из бобовых наиболее распространены клевер *Trifolium pratense* L., лядвенец *Lotus corniculatus* L., люцерны *Medicago lupulina* L. и *M. falcata* L. Разнотравье на таком типе луга обычно представлено тысячелистником *Achillea millefolium* L., шалфеем *Salvia pratensis* L., нивяником *Leucanthemum vulgare* Lam., истодом *Polygala vulgaris* L. и др.

На лугах этого типа при сенокосном использовании часто встречается в большом обилии погремок *Rhinanthus major* Ehrh., а при пастбищном использовании — чертополох *Carduus crispus* L. и осот *Cirsium polonicum* Iljin.

В опыте изучалось влияние азотных, фосфорных, калийных удобрений и их сочетаний на урожайность и ботанический состав травостоя. Удобрения вносились только под первый укос (5—6 мая каждый год) поверхностно, без заделки. Азотные удобрения вносились в форме аммиачной селитры, фосфорные — в форме суперфосфата, калийные — в форме хлористого калия. Площадь делянки 50 м^2, повторность трехкратная.

В статье представлены результаты исследования за 1960 и 1961 гг. Экологические условия этих лет были разными. 1960 г., несмотря на затопление лугов, нельзя считать благоприятным из-за малого количества осадков в мае и в июне. В 1961 г. затопления не было, заливались лишь сырые луга среднего уровня (на 1—1.5 недели); однако большое количество позднелетних и осенне-зимних осадков 1960 г. создали хорошие условия для роста и развития луговых трав первого укоса. Вторых укосов на данном типе луга сделано не было.

Характерной особенностью 1961 г. является значительное увеличение бобовых в травостое сухих лугов высокого уровня; в этот год растительное сообщество опытного участка луга было злаково-разнотравно-бобовым, в год же закладки опыта это растительное сообщество считалось злаково-разнотравным, так как участие бобовых в травостое в 1-й год

опыта было незначительным, хотя и отмечалось появление большого количества всходов клевера лугового.

Ступень увлажнения опытного участка луга по экологическим шкалам равна 60 (Раменский, Цаценкин и др., 1956). Почва небогатая, по шкале богатства и засоленности относится к 10 ступени, дерновая, зернистая, оподзоленная, среднегумусная, с содержанием гумуса, по Тюрину, 4.07%, общего азота, по Кьельдалю, 0.268%, усвояемой формы фосфорной кислоты, по Труогу 6 мг на 100 г почвы, калия, по Бровкиной, 11.7 мг на 100 г почвы; pH солевой вытяжки, по Алямовскому, 6.2.

Прежде всего рассмотрим влияние удобрений на увеличение урожая (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Влияние удобрений на урожай луга высокого уровня (I укос)

Варианты опыта	Урожай сена (в ц/га)		Прибавка урожая к контролю в (ц/га)		(в %)	
	1960 г.	1961 г.	1960 г.	1961 г.	1960 г.	1961 г.
Контроль	13.5	22.9	—	—	0	0
$N^*_{(45)\,60}$	24.2	39.0	10.7	16.1	79	70
K_{60}	22.6	30.4	9.1	7.5	67	32
K_{120}	—	36.5	—	13.6	—	59
P_{60}	22.1	28.3	8.6	5.4	64	23
$N_{(45)60}K_{60}$	25.7	38.6	12.2	15.7	90	68
$N_{(45)60}P_{60}$	25.5	38.0	12.0	15.1	89	66
$P_{60}K_{60}$	20.8	35.0	7.3	12.1	54	53
$P_{60}K_{120}$	—	43.2	—	20.3	—	89
$N_{(45)60}P_{60}K_{60}$	26.3	40.2	12.8	17.3	95	75
$N_{60}P_{60}K_{120}$	—	47.4	—	24.5	—	107
$N_{(60)90}P_{60}K_{60}$	28.7	46.9	15.2	24.0	113	102
$N_{(80)120}P_{60}K_{60}$	33.5	49.2	20.0	26.3	149	115
$N_{120}P_{60}K_{120}$	—	54.5	—	31.6	—	138

Значительные прибавки в урожае были получены при внесении одного азотного удобрения. Внесение же азотного удобрения в сочетании с фосфорно-калийными незначительно повлияло на увеличение прибавки урожая по сравнению с одним азотным удобрением. Повышенные дозы азотного удобрения при внесении полного минерального удобрения дают сравнительно небольшое увеличение прибавки урожая.

Выявилась большая эффективность фосфорных и особенно калийных удобрений. Учитывая малое содержание калия в почве и выявившийся в 1-й год опыта достаточно большой эффект от калийных удобрений, на 2-й год опыта на половине делянок доза калия была увеличена в 2 раза. Повышение дозы калия оказало заметное воздействие на увеличение урожая; двойная доза калийного удобрения в сочетании с фосфорными ($P_{60}K_{120}$) повысила урожай по сравнению с одинарной дозой ($P_{60}K_{60}$), причем прибавка в урожае оказалась на 3 ц/га выше, чем при внесении полного минерального удобрения — ($N_{60}P_{60}K_{60}$).

Полное минеральное удобрение с повышенной дозой калия ($N_{60}P_{60}K_{120}$) дает такой же эффект, как и полное удобрение с повышенной дозой азотного удобрения.

Удобрения оказали влияние не только на увеличение количества урожая, но и на его качественный (ботанический) состав. Известно, что изменение ботанического состава травостоя происходит от года к году, а также в течение одного вегетационного периода. Различают изменчи-

* Цифры в скобках показывают дозы азотного удобрения в 1-й год опыта (1960 г.).

вость сезонную и разногодичную (Работнов, 1955, 1957). Последняя достаточно наглядно проявилась в нашем опыте.

В 1-й год опыта травостой на контроле состоял в основном из злаков (60%) и разнотравья (32%) (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Ботанический (групповой) состав травостоя сухого луга высокого уровня по вариантам опыта в процентах (урожай по каждому варианту за каждый год принимается за 100%)

Варианты опыта	Злаки		Бобовые		Разнотравье		Осоки	
	1960 г.	1961 г.	1960 г.	1961 г.	1960 г.	1961 г.	1960 г.	1961 г.
Контроль	60.0	37.8	3.0	25.0	32.0	33.6	5.0	3.6
$N_{(45)60}$	67.0	64.5	1.5	9.2	26.0	24.9	5.5	1.4
K_{60}	55.0	32.1	3.5	46.6	36.0	19.7	5.5	1.6
K_{120}	—	24.6	—	52.2	—	20.7	—	2.5
P_{60}	56.0	35.5	3.5	39.3	34.5	23.8	6.0	1.4
$N_{(45)60}K_{60}$	60.5	48.0	3.5	23.0	31.0	28.0	5.0	1.0
$N_{(45)60}P_{60}$	68.0	59.5	1.0	18.2	28.0	21.3	3.0	1.0
$P_{60}K_{60}$	56.0	22.0	3.0	64.5	38.0	13.0	3.0	0.5
$P_{60}K_{120}$	—	21.8	—	68.2	—	9.5	—	0.5
$N_{(45)60}P_{60}K_{60}$	55.5	59.9	1.0	14.1	39.0	24.4	4.5	1.6
$N_{60}P_{60}K_{120}$	—	55.0	—	22.0	—	22.5	—	0.5
$N_{(60)90}P_{60}K_{60}$	61.0	57.5	2.0	13.1	34.0	27.4	3.0	2.0
$N_{(80)120}P_{60}K_{60}$	66.5	59.5	0.5	13.0	28.0	27.0	5.0	0.5
$N_{120}P_{60}K_{120}$	—	57.0	—	22.0	—	20.5	—	0.5

На 2-й год опыта травостой луга на том же контрольном участке резко изменился — количество злаков сократилось до 37.8%, а бобовых возросло до 25%, относительное участие осок и разнотравья осталось прежним.

Причиной изменчивости ценоза является изменение среды в целом или отдельных ее факторов. В частности, в данном случае изменение водных и метеорологических условий привело к значительной перестройке ценоза — из злаково-разнотравного он превратился в злаково-разнотравно-бобовый. Изменение же в свою очередь такого мощного фактора внешней

ТАБЛИЦА 3

Ботанический состав (групповой) травостоя луга высокого уровня по вариантам опыта (в ц/га)

Варианты опыта	Злаки		Бобовые		Разнотравье		Осоки	
	1960 г.	1961 г.	1960 г.	1961 г.	1960 г.	1961 г.	1960 г.	1961 г.
Контроль	8.2	8.7	0.4	5.7	4.2	7.7	0.7	0.8
$N_{(45)60}$	16.2	25.3	0.4	3.5	6.3	9.7	1.3	0.5
K_{60}	12.4	9.7	0.8	14.2	8.2	6.0	1.2	0.5
K_{120}	—	9.0	—	19.1	—	7.5	—	0.9
P_{60}	12.4	10.0	0.7	11.3	7.7	6.7	1.3	0.3
$N_{(45)60}K_{60}$	15.6	18.5	0.9	8.9	7.9	10.8	1.3	0.4
$N_{(45)60}P_{60}$	17.3	22.6	0.3	6.9	7.1	8.1	0.8	0.4
$P_{60}K_{60}$	11.6	7.7	0.6	22.6	8.0	4.5	0.6	0.2
$P_{60}K_{120}$	—	9.4	—	29.5	—	4.1	—	0.2
$N_{(45)60}P_{60}K_{60}$	14.6	24.2	0.3	5.6	10.2	9.8	1.2	0.6
$N_{60}P_{60}K_{120}$	—	26.0	—	10.4	—	10.7	—	0.3
$N_{(60)90}P_{60}K_{60}$	17.5	27.0	0.5	6.2	9.8	12.8	0.9	0.9
$N_{(80)120}P_{60}K_{60}$	22.0	29.3	0.2	6.4	9.3	13.3	2.0	0.2
$N_{120}P_{60}K_{120}$	—	31.0	—	12.0	—	11.2	—	0.3

ТАБЛИЦА 4

Ботанический (видовой) состав травостоя луга высокого уровня, — 1-й год опыта (1960 г.)

Варианты опыта	*Festuca sulcata* Hack.	*Festuca rubra* L.	*Koeleria delavignei* Czern.	Прочие злаки	*Trifolium pratense* L.	Прочие бобовые	Разнотравье	Осоки	Итого
Контроль	2.7 (20.0)	0.7 (5.3)	3.9 (28.7)	0.9 (6.0)	0.3 (2.5)	0.1 (0.5)	4.2 (32.0)	0.7 (5.0)	13.5 (100)
N_{45}	5.8 (24.0)	2.7 (11.1)	4.9 (20.0)	2.8 (11.9)	0.3 (1.0)	0.1 (0.5)	6.3 (26.0)	1.3 (5.5)	24.2 (100)
K_{60}	4.0 (17.5)	2.2 (5.5)	5.5 (24.2)	1.7 (7.8)	0.7 (3.0)	0.1 (0.5)	8.2 (36.0)	1.2 (5.5)	22.6 (100)
P_{60}	4.4 (20.0)	1.3 (6.0)	5.4 (24.1)	1.3 (5.9)	0.6 (3.0)	0.1 (0.5)	7.7 (34.5)	1.3 (6.0)	22.1 (100)
$N_{45}K_{60}$	6.2 (24.3)	2.8 (10.8)	5.0 (19.3)	1.6 (6.1)	0.8 (3.0)	Следы	7.9 (31.0)	1.3 (5.0)	25.7 (100)
$N_{45}P_{60}$	6.5 (25.3)	3.3 (12.8)	5.0 (19.8)	2.2 (10.1)	0.3 (1.0)	Следы	7.1 (28.0)	0.8 (3.0)	25.5 (100)
$P_{60}K_{60}$	4.6 (22.0)	1.3 (6.5)	5.1 (24.5)	0.6 (2.5)	0.6 (3.0)	Следы	8.0 (38.0)	0.6 (3.0)	20.8 (100)
$N_{45}P_{60}K_{60}$	6.0 (22.6)	3.1 (11.6)	4.6 (17.3)	0.9 (4.0)	0.3 (1.0)	Следы	10.2 (39.0)	1.2 (4.5)	26.3 (100)
$N_{60}P_{60}K_{60}$	7.1 (25.0)	4.3 (15.0)	4.0 (14.0)	2.1 (7.0)	0.4 (1.5)	0.1 (0.5)	9.8 (34.0)	0.9 (3.0)	28.7 (100)
$N_{80}P_{60}K_{60}$	8.7 (26.0)	5.7 (17.0)	4.4 (13.0)	3.2 (10.5)	0.2 (0.5)	Следы	9.3 (28.0)	2.0 (5.0)	33.5 (100)

Примечание. В табл. 4 и 5 первые цифры ц/га, цифры в скобках %.

среды, как режима питания (при внесении удобрений), дало возможность активного воздействия на ценоз и вызвало более резкое его изменение.

Внесение удобрений в 1-й год опыта не отразилось на соотношении ботанических групп в травостое ценоза. Наметилась лишь тенденция к увеличению группы злаков в вариантах с азотным удобрением. Данные по урожаю (в ц/га) по каждой ботанической группе говорят об увеличении количества злаков, разнотравья и осок в соответствии с повышением общего урожая на том или ином варианте опыта (табл. 3).

Однако видовой ботанический анализ урожая показал, что уже в 1-й год опыта идет перестройка ценоза под влиянием удобрений. Эта перестройка отразилась на соотношении основных компонентов в группе злаков. К основным видам злаков относятся типчак, овсяница красная, келерия Делявиня, кроме них, в небольшом количестве в группу злаков входят мятлик луговой, полевица обыкновенная, тимофеевка луговая и единично лисохвост луговой. Ввиду их малых количеств, никаких определенных закономерностей по вариантам опыта не наблюдается, поэтому данные по этим видам объединены в графе «прочие злаки» (табл. 4). Что же касается основных видов, то влияние на них удобрений вполне выявляется при сравнении результатов видового анализа, который показывает, что содержание типчака и овсяницы красной увеличивается и в абсолютном (в ц/га) и в относительном (в %) выражении при внесении одного азотного удобрения и в сочетании с другими (табл. 4).

В варианте с полным минеральным удобрением с двойной дозой азота ($N_{120}P_{60}K_{60}$) количество типчака увеличилось до 26%, (по весу в 3 раза больше, чем на контроле), а количество овсяницы красной — до 17% (по весу в 8 раз больше контроля). Фосфорные и калийные удобрения почти не увеличивают относительного содержания (в %) типчака и овсяницы красной в травостое, хотя по весу количество их повышается в 1.5—1.7 раза. В отношении келерии Делявиня выяснилось, что ее относитель-

ное содержание заметно сокращается в вариантах с азотным удобрением и особенно с его повышенными дозами, т. е. там, где возрастает содержание в травостое типчака и овсяницы красной. По весу (в ц/га) количество келерии Делявиня возрастает по всем вариантам примерно одинаково.

Таким образом, уже в 1-й год отмечена довольно значительная перестройка ценоза.

На 2-й год опыта соотношение ботанических групп по вариантам опыта меняется более резко и определенно. При внесении одного азотного удобрения и совместно с другими удобрениями количество злаков в травостое значительно возрастает. Фосфорные и калийные удобрения снижают относительное содержание злаков в травостое, однако их количество по весу (в ц/га) в ряде вариантов несколько увеличивается и лишь незначительно снижается при внесении фосфорно-калийного удобрения ($P_{60}K_{60}$).

На 2-й год опыта изменения в группе злаков в отношении основных компонентов проявляются на травостое контроля и по вариантам опыта (табл. 5).

На контроле, по сравнению с 1-м годом опыта, снижается относительное участие типчака (количество его по весу возрастает). Содержание овсяницы красной увеличивается как по весу, так и по отношению к другим видам; количество келерии Делявиня снижается и по относительным (процентным) и по абсолютным (весовым) показателям. Несколько возрастает содержание полевицы обыкновенной и мятлика лугового и снижается содержание тимофеевки и лисохвоста.

Содержание типчака в травостое значительно повы-

ТАБЛИЦА 5

Ботанический (видовой) состав травостоя луга высокого уровня, — 2-й год опыта (1961 г.)

Варианты опыта	*Festuca sulcata* Hack.	*Festuca rubra* L.	*Koeleria delavignei* Gzern.	Прочие злаки	*Trifolium pratense* L.	*Medicago lupulina* L.	Прочие бобовые	Разнотравье	Осоки	Итого
Контроль	3.4 (14.6)	1.9 (8.4)	1.6 (6.9)	1.8 (7.9)	5.0 (21.7)	0.4 (1.7)	0.3 (1.6)	7.7 (33.6)	0.8 (3.6)	22.9 (100)
N_{60}	7.8 (19.9)	11.5 (29.5)	2.4 (6.2)	3.6 (8.9)	2.5 (6.2)	0.5 (1.5)	0.5 (1.5)	9.7 (24.9)	0.5 (1.4)	39 (100)
K_{60}	3.8 (12.3)	2.9 (9.5)	1.2 (4.0)	1.8 (6.3)	11.6 (37.9)	2.3 (7.7)	0.3 (1.0)	6.0 (19.7)	0.5 (1.6)	30.4 (100)
K_{120}	3.1 (8.5)	2.3 (6.4)	0.7 (2.0)	2.9 (7.7)	17.1 (46.9)	1.5 (4.3)	0.5 (1.0)	7.5 (20.7)	0.9 (2.5)	36.5 (100)
P_{60}	5.0 (17.5)	2.2 (7.7)	1.1 (3.8)	1.7 (6.5)	9.3 (32.3)	1.5 (5.3)	0.5 (1.7)	6.7 (23.8)	0.3 (1.3)	28.3 (100)
$N_{60}K_{60}$	5.2 (13.4)	10.0 (26.0)	0.6 (1.6)	2.7 (7.0)	8.0 (20.7)	0.6 (1.5)	0.3 (0.8)	10.8 (28.0)	0.4 (1.0)	38.6 (100)
$N_{60}P_{60}$	5.3 (14.2)	13.2 (35.3)	1.4 (3.6)	2.7 (6.8)	6.4 (16.5)	0.4 (1.1)	0.2 (0.6)	8.0 (21.3)	0.4 (1.0)	38 (100)
$P_{60}K_{60}$	4.5 (13.0)	1.3 (3.6)	0.7 (2.1)	1.2 (3.3)	21.6 (61.8)	0.9 (2.4)	0.1 (0.3)	4.5 (13.0)	0.2 (0.5)	35 (100)
$P_{60}K_{120}$	5.6 (13.0)	2.0 (4.6)	0.8 (1.9)	1.0 (2.3)	26.6 (61.5)	2.0 (4.7)	0.9 (2.0)	4.1 (9.5)	0.2 (0.5)	43.2 (100)
$N_{60}P_{60}K_{60}$	5.2 (12.9)	12.2 (30.0)	2.3 (5.7)	4.5 (11.3)	4.6 (11.6)	0.6 (1.4)	0.4 (1.1)	9.8 (24.4)	0.6 (1.6)	40.2 (100)
$N_{60}P_{60}K_{120}$	3.5 (7.5)	14.7 (31.0)	1.2 (2.5)	6.6 (14.0)	8.8 (18.5)	1.3 (3.0)	0.3 (0.5)	10.7 (22.5)	0.3 (0.5)	47.4 (100)
$N_{90}P_{60}K_{60}$	5.5 (11.8)	16.3 (34.4)	1.5 (3.4)	3.7 (7.9)	5.4 (11.6)	0.5 (1.0)	0.3 (0.5)	12.8 (27.4)	0.9 (2.0)	46.9 (100)
$N_{120}P_{60}K_{60}$	4.0 (8.0)	18.5 (37.9)	1.8 (3.6)	5.0 (10.0)	5.7 (11.5)	0.5 (1.0)	0.2 (0.5)	13.3 (27.0)	0.2 (0.5)	49.2 (100)
$N_{120}P_{60}K_{120}$	3.3 (6.0)	21.8 (40.0)	2.7 (5.0)	3.2 (6.0)	9.8 (18.0)	1.1 (2.0)	1.1 (2.0)	11.2 (20.5)	0.3 (0.5)	54.5 (100)

шается при внесении одного азотного удобрения. При внесении же полного минерального удобрения с дозами азотного удобрения в 60, 90, 120 кг действующего вещества относительное участие типчака в травостое падает, хотя по весу его количество не уменьшается по сравнению с контролем.

Содержание овсяницы красной возрастает как при внесении одного азотного удобрения, так и в сочетании с другими удобрениями, особенно при увеличении дозы азотного удобрения; в варианте $N_{120}P_{60}K_{60}$ участие овсяницы красной повысилось до 37.9% (почти в 10 раз по весу в сравнении с контролем). Относительное участие келерии Делявиня в травостое уменьшается по всем вариантам; количество ее по весу (ц/га) в ряде вариантов незначительно возрастает. Внесение фосфорно-калийного удобрения приводит к тому, что относительное содержание овсяницы и келерии снижается, а типчака остается примерно столько же, сколько и на контроле.

Следовательно, при внесении разных удобрений соотношение основных злаков в ценозе изменяется по-разному. При внесении одного азотного удобрения и в сочетании с калийными и фосфорными роль доминанта переходит от типчака к овсянице красной, а при внесении фосфорных и калийных удобрений так же, как и на контроле, доминирует типчак.

Таковы изменения, происходящие в группе злаков в отношении основных видов. Совсем по-иному реагировала на внесение удобрений группа бобовых. В 1-й год опыта участие бобовых в травостое было незначительным, поэтому внесение удобрений не повлияло заметным образом на их содержание в травостое, хотя и оказало воздействие на всходы клевера лугового.[1]

Основным растением в группе бобовых является клевер луговой, поэтому реакция группы бобовых на удобрения (на 2-й год опыта) определяется реакцией клевера лугового. Внесение одного азотного удобрения в сочетании с другими приводит к сокращению относительного участия клевера лугового в травостое, однако по весу количество его в сравнении с контролем снижается только при внесении одного азотного удобрения, в остальных же вариантах содержание клевера лугового по весу или приближается к контролю или оказывается несколько выше.

Особенно эффективными по отношению к клеверу луговому оказались калийные и фосфорные удобрения. Внесение фосфорно-калийного удобрения ($P_{60}K_{60}$) повысило содержание клевера лугового в травостое до 61.8% (увеличение в 4 раза по весу по сравнению с контролем) и привело к созданию бобово-злаково-разнотравного сообщества,[2] где доминантом стал клевер луговой.

Повышение дозы калийного удобрения оказало влияние на увеличение участия в травостое клевера лугового. При внесении полного минерального удобрения с двойной дозой калия ($N_{60}P_{60}K_{120}$) содержание клевера лугового в травостое повысилось до 18.5% по сравнению с 11.6% при внесении $N_{60}P_{60}K_{60}$ (по весу на 4.4 ц/га).

Кроме клевера лугового, в группу бобовых входят клевер белый, мышиный горошек, люцерна хмелевидная, лядвенец рогатый. На 2-й год опыта содержание этих видов в травостое несколько возрастает, особенно люцерны хмелевидной. Из данных, приведенных в табл. 5, видно, что она положительно реагирует на внесение калийных и фосфорных удобрений. Данные по реакции люцерны хмелевидной на внесение повышенной дозы калия несколько противоречивы.

---

[1] В 1-й год опыта было отмечено массовое появление всходов клевера лугового. Фосфорные и калийные удобрения уже тогда оказали благоприятное влияние на всходы клевера лугового.

[2] В названии ценоза на первом месте ставится преобладающая группа растений.

Содержание группы разнотравья в 1-й год опыта изменяется по вариантам незначительно (табл. 2 и 3). На 2-й год опыта относительное участие разнотравья сокращается по всем вариантам, особенно при внесении фосфорно-калийного удобрения с двойной дозой калия ($P_{60}K_{120}$); по весу (в ц/га) количество разнотравья возрастает по всем вариантам с азотным удобрением и сокращается при внесении фосфорно-калийных удобрений.

Количество осок по вариантам опыта в 1-й год незначительно увеличивается, а на 2-й год уменьшается как по весу, так и по относительному участию в травостое.

Выводы

1. Результаты опытов 1960—1961 гг. на лугу высокого уровня в центральной части поймы р. Сейм показали, что наряду с азотным удобрением весьма эффективными оказались калийные и фосфорные.

2. Внесение удобрений в 1-й год опыта не оказало существенного влияния на соотношение ботанических групп травостоя, хотя и повлияло на соотношение основных видов злаков. На 2-й год опыта изменение ценоза проявилось вполне определенно.

3. Внесение одного азотного удобрения и в сочетании с другими способствует увеличению овсяницы красной в ценозе и ведет в тому, что доминантная роль от типчака переходит к овсянице красной. Полное минеральное удобрение с двойной дозой азотного удобрения ($N_{120}P_{60}K_{60}$) вызвало повышение участия в травостое овсяницы красной до 37.9%, т. е. в 9 раз по весу в сравнении с контролем.

4. Калийные и фосфорные удобрения усиливают группу бобовых и способствуют созданию бобово-злаково-разнотравного ценоза. Внесение фосфорно-калийного удобрения ($P_{60}K_{60}$) повысило содержание клевера лугового в травостое до 61.8% (в 4 раза по весу в сравнении с контролем). Увеличение дозы калия приводит к улучшению качественного состава травостоя за счет повышения содержания клевера лугового в ценозе.

ЛИТЕРАТУРА

Работнов Т. А. (1955). Разногодичная изменчивость лугов. Бюлл. МОИП, отд. биолог., X (3). — Работнов Т. А. (1957). Основные виды изменчивости луговой растительности. Бюлл. МОИП, отд. биолог., XII (5).—Раменский Л. Г., И. А. Цаценкин и др. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову.

Всесоюзный институт кормов,
ст. Луговая Московской обл.

(Получено 19 II 1962).

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

О. В. Иванов

АВТОМАТИЧЕСКИЙ ТЕРРАПОТОМЕТР

С 3 рисунками

В связи с целым рядом трудностей методического характера до последнего времени считалось, что «изучение хода поглощения воды может быть проведено только для растений водных культур» (Сабинин, 1955 : 141), т. е. с использованием потометров и других устройств, в которых средой корнеобитания подопытных растений является вода.

Потометры, простейшие варианты которых были впервые созданы Веском (Максимов, 1952), впоследствии подверглись значительным изменением и были использованы в работах многих исследователей (Brauner, Köckemann, 1931; Rosene, 1937, 1941, 1943; Hayward и др., 1942, 1943; Tarlowski, 1955—1961; Веретенников, 1957; Küster, 1956, 1958 и др.). Автором настоящей статьи был предложен потометр с каплесчетным устройством для регистрации скорости поступления воды в корневую систему (Иванов, 1960), а также его весовой вариант (Иванов, 1962а).

Потометры привлекают внимание исследователей высокой чувствительностью и безынерционностью; по-видимому, они являются единственными приборами для изучения поступления воды в отдельные зоны корешков. Но их недостатки, заключающиеся в невозможности непрерывного продувания через раствор воздуха, в чрезвычайной чувствительности к температурным колебаниям среды, в необходимости герметизации вегетационного сосуда и т. д., ограничивают выбор видов растений и сокращают время экспериментов. Разновидности потометров, в которых часть склянки заполнена воздухом, чувствительны к изменениям атмосферного давления, скомпенсировать которые затруднительно.

В связи с недостатками потометров были естественны попытки изучать поступление воды в растение на почве, т. е. в нормальных условиях корнеобитания. Использование с этой целью тензиометров и сорбционных датчиков влажности почвы Боюкоса (Hunter, Kelley, 1946) могло дать лишь ориентировочную картину исследуемого процесса без количественной его оценки.

Ближе других физиологов к решению стоящей задачи подошли Д. И. Колпиков и П. П. Тетерин (1961). Ими был описан созданный Тетериным прибор поплавкового типа, способный почувствовать изменения расхода воды порядка 0.2 г. Но низкая чувствительность этого прибора ограничивала область его применения.

Для регистрации поступления воды в корневую систему растений в условиях почвенной культуры нами был создан более чувствительный (в 20 раз) лабораторный прибор, названный террапотометром. Террапотометр предназначен в основном для изучения водного обмена при фотопериодических исследованиях, когда переменным фактором среды является свет. Он применим к растениям, корневая система которых формировалась в приборе, а вес ее не превышает 3—5 г. Террапотометр не может быть использован в исследованиях по установлению зависимости поглощения воды от меняющихся характеристик почвы. Ветроустойчивость его при помещении измерительной части в витрину высокая. Зависимость показаний прибора от температуры среды мала.

Принципиальная схема террапотометра представлена на рис. 1. На дужке технических 200-граммовых весов (*1*), переделанных в электронные, в специальной корзинке закреплен стаканчик (*2*) с небольшим количеством (10—15 см^3) воды. Объем воды в стаканчике посредством двух полых игл (*3* и *4*) связан с вегетационной колонкой (*5*) и с компенсатором (*6*, *а*, *б*, *в*). В качестве колонки используется цилиндрическая воронка со стеклянным фильтром № 1 диаметром 6 см, укороченная по высоте (фильтр Шотта). Все свободное пространство воронки ниже пористой пластины заполнено водой. Погрешность измерений, связанная с гидравлическим трением при реальных скоростях протекания жидкости в приемной игле, пренебрежимо мала. Для предотвращения потерь воды из стаканчика поверх нее наливается тонкий слой легкого нефтяного масла (велосит, сепараторное «Л» и т. п.), подкрашенного для лучшего наблюдения за состоянием поверхности суданом. Верхняя часть шоттовской воронки

над пластинкой засыпана субстратом, в который высажено подопытное растение.[1] Субстрат прикрыт разрезной пластинкой из полиэтилена с отверстием для прохода стебля. Уменьшая потери воды из субстрата, пластинка в то же время обеспечивает необходимый для нормального развития корневой системы подток воздуха. Суммарные потери воды на испарение с поверхностей субстрата и стаканчика, обусловливающие систематическую погрешность измерений, могут быть сведены до 0.5—2 г в сутки, даже при продувании субстрата с помощью микронасоса (не изображен). Их легко

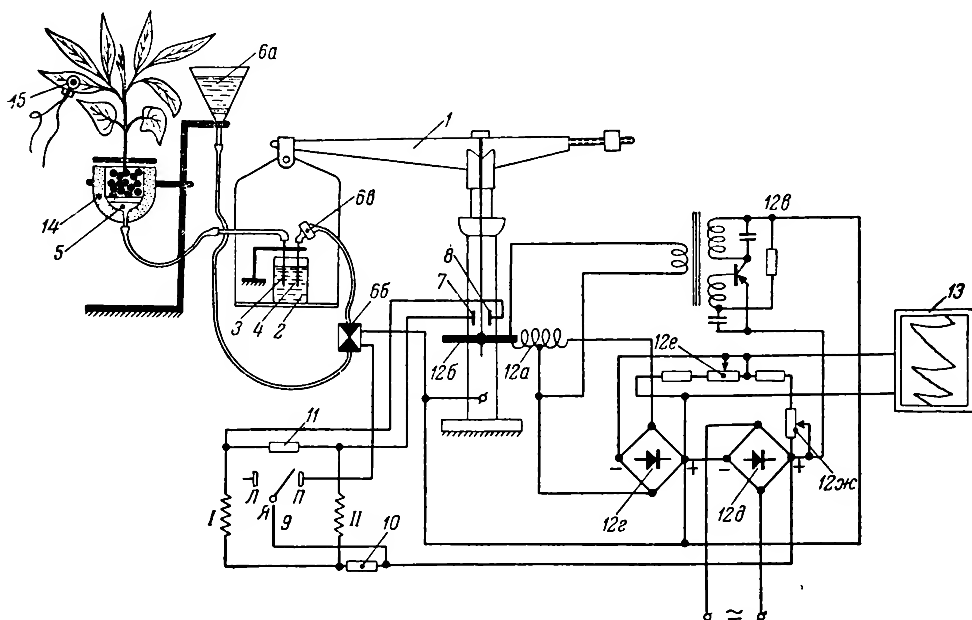


Рис. 1 Принципиальная схема террапотометра.

1 — электронные весы; *2* — стаканчик с водой; *3* — приемная игла; *4* — игла компенсатора; *5* — вегетационная колонка; *6а* — воронка компенсатора; *6б* — вентиль компенсатора; *6в* — диафрагма компенсатора; *7* и *8* — контакты запуска компенсатора; *9* — поляризованное реле; *10* — гасящее сопротивление; *11* — сопротивление связи; *12а* — трансформаторная катушка датчика перемещений; *12б* — ферритовый сердечник трансформатора; *12в* — высокочастотный генератор питания; *12г*, *д* — выпрямительные мостики; *12е* — регулятор чувствительности; *12ж* — сопротивление установки нуля; *13* — самописец; *14* — кожух из поропласта; *15* — гигрометрический датчик.

учесть при обработке результатов регистрации или скомпенсировать (путем установки стаканчика с водой на противоположной чаше весов).

Выбор субстрата для выращивания растения в приборе представил большую трудность. Такой субстрат должен был явиться элементом связи биологического объекта с расходомером.

С точки зрения водно-физических свойств он должен обладать водопрочной структурой, при которой сочетается гидравлическая сплошность внутриагрегатных водных нитей с большой межагрегатной порозностью. При описанном выше способе подпитки субстрата это обеспечило бы постоянство его влагосодержания и позволило бы по убыли воды из стаканчика судить о фактическом поступлении ее в корневую систему. С другой стороны, нужно было поддерживать определенный агрохимический фон. Последнее требование, как нам казалось, было проще выполнить, используя субстрат с высокой поглотительной способностью, подпитывая его обычной водопроводной водой или питательным раствором низкой концентрации.

В качестве исходного материала с высокой поглотительной способностью был использован чернозем. При всех своих «биологических» достоинствах он не удовлетворяет дополнительным требованиям прибора: водопрочность чернозема оказывается недостаточной для сохранения в течение всего времени опыта стабильной рыхлой структуры, а малый диаметр сквозных пор в макроагрегатах препятствует быстрому влагопереносу.

Для придания исходной почве недостающих характеристик было произведено двойное оструктуривание ее полимером К-4. После первого оструктуривания были отсеяны агрегатики размером 0.25—0.5 мм, которые были затем склеены в макроагрегаты диаметром 3—4 мм.

[1] В последнее время автором статьи была изготовлена колонка диаметром 12.5 см, пригодная для изучения растений с корневой системой значительно большего по сравнению с указанным в тексте весом.

Практическое постоянство разности уровней расположения пористой пластины в шоттовской воронке и воды в стаканчике обеспечивает постоянство влагосодержания субстрата, что положительно сказывается на точности измерений. Но чем больше эта разность, тем меньше влажность и влагопроводность субстрата, и тем меньше «жесткость» гидравлической связи потоков, входящих в корневую систему и в приемную иглу воронки. С другой стороны, при низком расположении пористой пластины, помимо внутриагрегатных пор может произойти заполнение межагрегатных, особенно мелких, а это повлечет угнетение подопытного растения. С учетом сказанного, мы располагали воронку так, чтобы ее пористая пластина находилась выше поверхности воды в стаканчике на 5—10 см. Так как сосущая сила субстрата (pF) в этих условиях меньше единицы, а возникновение очажков иссушения исключено, влага субстрата оказывается легко доступной для растения, даже при малом объеме сосуда.

Рост корней безусловно ведет к уплотнению частиц субстрата, что сказывается на его абсолютном влагосодержании, однако медленные изменения последней в десятки и сотни раз меньше суммарного расхода и не вызывают заметной погрешности в его определении.

При поступлении воды в корневую систему за счет оттока уменьшается вес воды в стаканчике, а стрелка весов отклоняется влево, пока не замкнет контакт (*7*); при этом произойдет переброс якоря *Я* поляризованного реле (*9*) типа РП-4 (с двумя обмотками *I* и *II*), управляющего включением электромагнита компенсатора (*6б*), к левому контакту. Из иглы компенсатора в стаканчик начнет поступать вода, благодаря чему стрелка весов быстро пойдет вправо и, достигнув контакта *8*, прекратит подачу воды из компенсатора. Натекание порции жидкости (0.5 г) в стаканчик из компенсатора происходит за 8—10 сек., в то время как растение потребляет ее за значительно больший промежуток времени. Гасящее сопротивление (*10*) обеспечивает оптимальное напряжение на обмотках реле, а сопротивление связи (*11*) стабилизирует его работу. Контакты *7* и *8* со стороны стрелки платинированы.

Движение стрелки весов, отражающее расход воды из стаканчика и поступление ее в корневую систему, преобразуется индуктивным датчиком перемещения (*12*) в электрический сигнал, регистрируемый самописцем (*13*).

В состав индуктивного датчика перемещения входят двухобмоточный трансформатор с сердечником из ферритового стрежня ($\mu=600$), высокочастотный генератор, а также вспомогательные элементы. На выход датчика подключена рамка пишущего миллиамперметра Н-375. Работа датчика происходит следующим образом. При движении стрелки весов смещается закрепленный на ней ферритовый сердечник (*12б*) трансформатора, что вызывает изменение напряжения на его вторичной обмотке. Выпрямленное (мостиком *12 г* на четырех германиевых диодах) напряжение с последней поступает на рамку самописца. Начальное смещение стрелки самописца устанавливается подачей постоянного напряжения противоположной полярности. Ввиду большой мощности, потребляемой измерительной частью самописца Н-375, а также принимая во внимание то, что на него подается разность между выпрямленным высокочастотным и обратным постоянным токами, трансформатор датчика выполнен с учетом передачи во вторичную обмотку мощности порядка 0.5 вт. При реальных размерах трансформатора это осуществимо лишь в случае подачи на его первичную обмотку тока высокой (15—30 кгц) частоты, источником которой служит генератор на германиевом триоде типа П202.

Для нормальной работы датчика перемещения отклонение конца стрелки весов не должно превышать 3—4 мм на изменение нагрузки в 0.5 г. Учитывая это, потребовалось загрубить чувствительность использованных для переделки весов типа Т-200 утяжелением их стрелки. Последнее было выполнено применением для датчика перемещения массивного ферритового сердечника (диаметр стержня 8 мм, длина 60 мм). При использовании легкого сердечника из листового пермаллоя чувствительность измерительной части может быть увеличена приблизительно в 10 раз, однако в этом случае потребуются весы с агатовыми призмами. Такой микрорасходомер может быть применен для автоматизации миниатюрного потометра, аналогичного тем, которые использовались для изучения поступлени воды в отдельные зоны корешков.

Важным элементом террапотометра является компенсатор; устройство его аналогично тому, которое имеет использованная ранее в каплесчетных расходомерах капельница (Иванов, 1962а, 1962б). Он состоит из стеклянного фильтра с запасом жидкости (*6а*), электромагнитного зажима (вентиля) *6б*, диафрагмы (*6в*) и концевой иглы. Воронка с иглой соединена трубкой из резины на основе бутилкаучука, специально изготовленной при любезном содействии А. М. Корб и М. М. Фомичевой, сотрудников Всесоюзного научно-исследовательского института синтетического каучука им. С. В. Лебедева. Трубка выдерживает большое число пережимов без заметной остаточной деформации, ее сорбционная способность мала. Диаметр прохода трубки 1 мм, толщина стенок 1 мм.

Для изготовления вентиля был использован электромагнит от реле МКУ-48 на 24 в постоянного тока. Вместо контактной системы реле поставлен блок из органического стекла с отверстием для трубки. Сжимающая трубку пластина (органическое стекло) закрепляется в стремени реле металлическими штифтами, легко входящими в материал при их подогреве электропаяльником.

Диафрагма служит для смягчения гидравлического удара в трубке при перекрытии ее зажимом и для регулировки скорости натекания воды. Она представляет собой винтовой зажим, располагаемый на трубке около ее соединения с иглой. При отсутствии диафрагмы или при расположении ее выше вентиля, каждый пережим последним прохода вызывает выброс в стакан лишнего количества жидкости (перекомпенсацию).

Концевая игла сделана из иголки для медицинского шприца, штуцер которой обточен до шарика диаметром 2 мм, а колющая часть обрезана под прямым углом к осевой линии.

Время натекания порции жидкости в стаканчик устанавливается равным 8—10 секундам: в соответствии с подвижностью коромысла весов, переуспокоенных введением масляного демпфера. Так как скорость натекания зависит не только от регулировки диафрагмы и трения в коммуникациях, но и от высоты столба воды в резервуаре, т. е. от напора, рекомендуется использовать широкую воронку Бекмана или

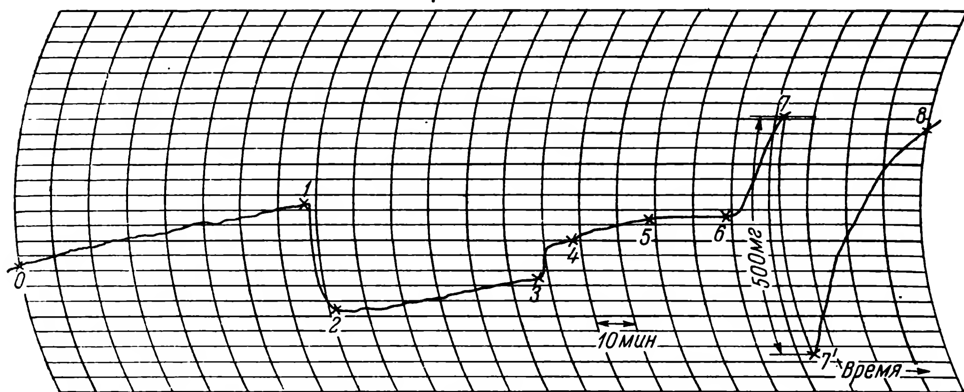


Рис. 2. Изменение расхода воды при различных воздействиях на поверхность субстрата.

Объяснение в тексте.

Шотта, а уровень воды в ней поддерживать с точностью ±5 мм, что нетрудно сделать и автоматически: с помощью мариоттова устройства.

Осуществленный в измерительной части террапотометра метод непрерывно-порционного измерения, когда суммарное количество расходуемой воды регистрируется на ленте самописца в виде графиков расхода малых последовательных порций (по 0.5 г), позволяет оценить как скорость ежеминутного микрорасхода, так и общий расход к определенному моменту времени.

Абсолютная погрешность измерения расхода порции воды равна порции ±0.01 г.[1] Такого же порядка чувствительность прибора. Для нормальной работы измерительной части скорость потребления воды в момент компенсации не должна превышать 100 мг/мин., хотя в пределах каждого цикла возможна регистрация расходов порядка 1000 мг/мин.

Измерительная часть террапотометра может регистрировать импульсы обратного тока воды, которые не исключены в биологических исследованиях.

Питание прибора в целом — универсально: он может быть подключен к стабильному источнику переменного тока на 24 в, например к понижающему трансформатору, стабилизированному люминесцентной трубкой ДС-15 или БС-15, к источнику накальных напряжений типа ИНН-1 и т. д., хотя наилучшие результаты могут быть получены при использовании стабилизаторов, дающих на выходе синусоидальное напряжение. При отсутствии электросети прибор может питаться от аккумуляторной батареи. Естественно, что в последнем случае потребуется самописец с пружинным заводом. Потребление тока террапотометром (без привода самописца) не превышает 0.2а. Эту величину потребляемого тока можно значительно снизить (до 0.01а), если вместо самописца поставить микроамперметр с визуальным отсчетом, а компенсацию производить вручную. Для питания такой упрощенной модификации прибора может быть исполь-

---

[1] Указанная величина погрешности связана в основном с непостоянством выходного тока датчика перемещений. Ее не следует путать с погрешностью измерений самих весов, вызванной взаимным смещением элементов. Ввиду специфики эксплуатации весов в составе прибора их собственная погрешность на точности измерения расхода воды практически не сказывается.

зована одна батарейка типа КБС-Л-0.5, емкости которой будет достаточно для непрерывной работы в течение 2 суток.

При наличии в распоряжении экспериментатора электронных потенциометров (ЭПП-09, ПСР-1 и др.) трансформатор датчика может питаться напряжением промышленной частоты.

Описанный прибор мало чувствителен (по сравнению с обычными потометрами) к температурным колебаниям среды. Для увеличения тепловой инерционности воронки она вставляется в кожух из поропласта (*14*).

Работоспособность прибора, вегетационная колонка которого наполнена дважды оструктуренной почвой, была проверена в модельных опытах, а также в экспериментах с растениями. Рис. 2 иллюстрирует малую инерционность и высокую чувствительность террапотометра в модельном опыте, в котором расход был вызван испарением

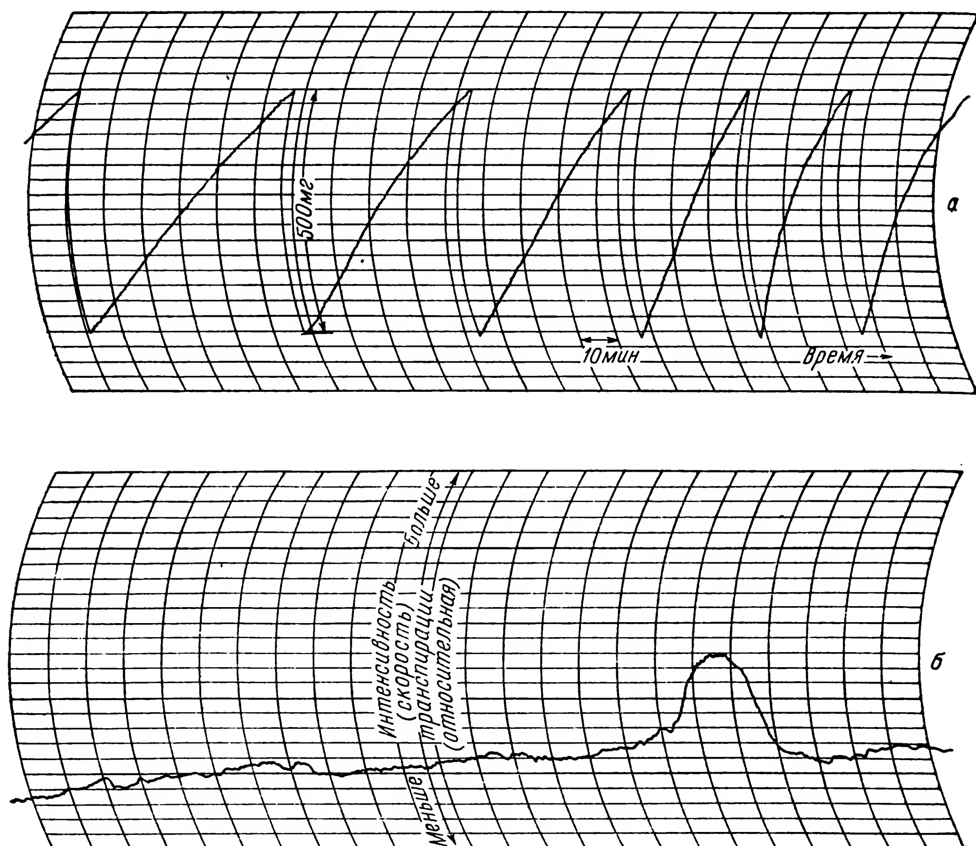


Рис. 3. Водный обмен фасоли при неравномерном ходе процесса.

а — поступление воды в корневую систему; *б* — скорость транспирации.

с открытой поверхности субстрата, поглощением воды фильтровальной бумагой и т. д.[1]

В промежуток времени 0—1 (см. рис. 2) происходило свободное испарение с поверхности субстрата; в момент *1* было сброшено четыре капли воды (резкое отклонение кривой); к моменту *2* сброшенная жидкость практически полностью просочилась через субстрат; в промежуток *2—3* происходило испарение с поверхности субстрата; в момент *3* — наложен кусочек фильтровальной бумаги размером 2×2 см, а в момент *4* он был снят; промежуток *4—5* соответствует свободному испарению; от *5* до *6* поверхность субстрата была накрыта пластинкой, прекратившей испарение; в момент *6* была

[1] Под инерционностью в данном случае мы понимаем время запаздывания записи расхода воды по отношению к фактическому расходу. Инерционность описанного прибора от 10 сек. до 2 мин. в зависимости от условий опыта. Аналитическое выражение инерционности может быть дано при установлении единой методики определений.

наложена стопка листков фильтровальной бумаги; *7—7'* — компенсация; *7'—8* дальнейшее поступление воды в фильтровальную бумагу. Резкие изгибы кривой наглядно иллюстрируют малую инерционность прибора. Получив обнадеживающие результаты в модельном опыте, мы провели дальнейшее испытание расходомера, но с использованием биологического объекта. На рис. 3, *а* представлен график поступления воды в корни фасоли при резко неравномерной скорости процесса, а на рис. 3, *б* показана кривая скорости транспирации, полученная одновременно на том же растении (в относительных единицах). Случай с равномерным поступлением воды (как более простой для регистрации) не иллюстрируется. Скорость транспирации регистрировалась гигрометрическим методом В. Г. Карманова (1957).[1]

С целью количественного учета транспирации и вариаций содержания в растении свободной воды мы считаем возможным использовать в составе измерительной аппаратуры вторые электронные весы, регистрирующие изменения веса вегетационной колонки с растением. При относительном постоянстве веса субстрата они дадут возможность проследить вариации веса биомассы и более определенно учесть транспирацию.

Литература

Веретенников А. В. (1957). Применение потометра для определения активной поверхности корневых окончаний сосны, Физиолог. раст., 4, 6. — Иванов О. В. (1960). Потометр, Авторск. свидетельство Союза ССР № 148 590. — Иванов О. В. (1962а). Установка для одновременной регистрации поступления воды в корневую систему растения, транспирации и изменения веса зеленой массы. В сб. тр. по агрономич. физике, 9. — Иванов О. В. (1962б). Автоматическая установка для регистрации поступления влаги в пористый материал за счет капиллярного натяжения. В сб. тр. по агрономич. физике, 10. — Карманов В. Г. (1957). Измерение температуры листьев растений при физиологических исследованиях. Диссерт., Агро-физич. инст., Л. — Колпиков Д. И., П. П. Тетерин. (1961). К методике изучения скорости водообмена (суммарного расхода воды почвой и растением) в полевых и лабораторных условиях, Физиолог. раст., 8, 1. — Максимов Н. А. (1952). Избр. работы по засухоустойч. и зимостойк. раст., 1. — Сабинин Д. А. (1955), Физиологические основы питания растений. — Щедровицкий С. С. (1961). Техника измерения массы. — Brauner L., A. Köckemann. (1931). Ein automatisches Potometer. Ib lt. wissensch., Bot., 75 : 304. — Hayward H. E., W. M. Blair, P. E. Skaling. (1942). Device for measuring entry of water into roots. Bot. Gaz. 104, 1 : 152. — Hayward H. E., B. Winifred. (1943). Effects of osmotic concentration of substrate on the entry of water into corn roots. Bot. Gaz., 105, 2 : 152. — Hunter A. S., O. J. Kelley. (1946). A new technique for studying the absorption of moisture and nutrients from soil by plant roots. Soil Sci., 62, 6 : 441. — Küster H. I. (1956). Ein verfahren zur kurzfristigen Messung der Wasseraufnahme bei Potometerversuchen. Ber. Deutch. Bot. Ges., 69, 2 : 67. — Küster H. I. (1958). Zur methodie der Bestimmung der Wasserbilanz im Potometerversuch. Zeitschr. Bot., 46, 1 : 67. — Küster H. I. (1960). Untersuchungen über die Abhängigkeit der Wasserbilanz von *Tradescantia fluminensis* Vell. von äußeren und inneren Faktoren. Zeitschr. Bot., 48, 5 : 488. — Rosene H. F. (1937). Distribution of the velocities of absorption of water into the onion root. Plant. Physiol., 12 : 1. — Rosene H. F. (1941). Comparision of rates of water intake in contiguous regions of intact and isolated roots. Plant. Physiol., 16 : 19. — Rosene H. F. (1943). Quantitative measurement of the velocity of water absorption in individual root hairs by a micro-technique. Plant. Physiol. 18, 4 : 588. — Tarlowski J. (1955—1961). A new method for simultaneous determination of transpiration and absorption in water cultures. Acta Soc. Bot. Polon., I (1955), 24, 4 : 705; II (1956), 25, 2 : 401; III—IV (1961), 30, 1 : 73.

Агрофизический
Научно-исследовательский институт,
Ленинград.

(Получено 28 IX 1962).

---

[1] Высокостабильный гигрометрический датчик был изготовлен Е. И. Ермаковым по разработанному им способу. Преобразовательная аппаратура, подобная описанной ранее (Иванов, 1962а : 182), была сделана автором статьи.

И. Л. Пельцих

НОВЫЙ МЕТОД ИЗУЧЕНИЯ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ В ПЕРВЫЙ ПЕРИОД РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

С 2 рисунками

Рост надземной массы растений связан с ростом корней. Поэтому важно уметь управлять развитием корневой системы, но для этого нужно хорошо знать закономерности ее развития, ее взаимоотношения с надземными частями, а также значение отдельных надземных частей для развития корневой системы. Наконец, необходимо знать, как влияют различные условия на корневую систему.

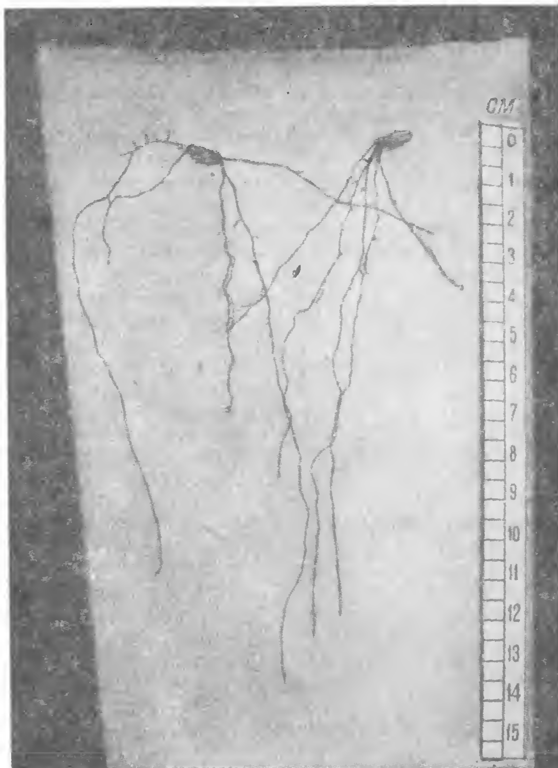


Рис. 1. Корневая система яровой пшеницы на 7-й день после посева.

Применяемая до сего времени методика изученпя (Ротмистров, 1908) корневой системы злаков и других сельскохозяйственных культур, в первый период их роста и развития основана на откопке и отмывке корней с сохранением их естественного распределения, на их высушивании и последующем анализе В. Ротмистров (1908) сделал вывод, что «. . . среда, в которой живет растение, не имеет существенного влияния на развитие длины корней и их расположение, и что потому отмытые из плоских сосудов корни представляют точную картину того, как развиваются корни в естественных условиях, на почвах с ненарушенным сложением».

Учитывая геотропизм корней и выделение ими в окружающую среду аминокислот и других органических веществ, нами была разработана и успешно применена на практике ниже описанная методика изучения корневой системы (в первый период ее роста и развития). Этот метод основан на фиксации выделяемых корнями органических веществ хлопчатобумажным материалом (холстом) и последующем их «проявлении» химическими реактивами.

Для получения «автографа» корневой системы берется сосуд, в который помещается стеклянная пластинка размером 15×25 см, обтянутая полотном или каким-либо другим материалом (белого цвета), дающим незначительную йодную реакцию (окраску) при воздействии KJ.

Сосуд набивают чистым, хорошо промытым и прокаленным при 105° речным песком, который перед набивкой увлажняют. На пластинку, обтянутую полотном и помещенную в увлажненный песок под углом 35—40°, высеваются семена растения изучаемого образца. При росте корни выделяют аминокислоты и другие органические соединения, след которых остается на полотне.

Через 1—2 недели, в зависимости от цели опыта (но не более чем через 2 недели, так как позже начинается распад полотна под действием микрофлоры), пластинка с полотном извлекается, высушивается в затененном месте, а затем тщательно очищается от песка и корневых остатков. Если такое полотно обработать реактивами, то можно обнаружить след корней («автограф» см. рис. 1 и 2).

Для получения «автографа корней» посредством выделенных ими аминокислот поступают следующим образом. Экспонированное полотно развешивают на шнуре в слабо освещенном месте и опрыскивают, равномерно из пульверизатора 0.5%-м раствором нингидрина в бутиловом спирте. После обработки раствором полотну дают просохнуть («проявиться») в течение суток. Затем анализируют полученное изображение.

Для получения «автографа корней» с помощью других, выделенных ими органических веществ обработку полотна ведут так. Как и в первом случае полотно развешивают, а затем опрыскивают из пульверизатора синим водным раствором бромфенола (0.1 г бромфенола в 250 $см^3$ воды). После этого полотно ополаскивают в 0.2%-м растворе уксусной кислоты (на 1 литр воды 2 $см^3$ концентрированной уксусной кислоты).

Анализ «автографа» можно сделать сразу, но лучше после высушивания полотна.

Описываемый метод прост и общедоступен. Он дает возможность изучать корневую систему в первый период ее роста и развития по оставляемым корнями следам, судить о проникновении корней в почву при тех или иных условиях, исследовать их



Рис. 2. «Автограф» корневой системы пшеницы на 7-й день после посева.

морфологическое строение и естественное распространение в почве, изучать скорость их роста. Проводя соответствующий анализ, можно установить состав и весовые соотношения выделенных соединений.

Литература

Ротмистров В. (1908). Районы распределения корней у однолетних культурных растений. Журн. Опытн. агрономии, 9.

Институт сельского хозяйства
им. В. В. Докучаева,
Каменная Степь.

(Получено 12 III 1962).

В. В. Старикова

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ НА ПРИМЕРЕ ЭСПАРЦЕТА *ONOBRYCHIS ARENARIA*

Семенное размножение —важный этап в жизни и развитии растения. И естественно. что этот вопрос привлекает внимание многих исследователей. Изучение его имеет большое значение для выяснения биологии того или иного вида. Возобновление растений в фитоценозах тесно связано с их семенным размножением, а следовательно, и с семенной продуктивностью. Какова семенная продуктивность одних и тех же видов в различных фитоценозах? Этот вопрос представляет большой интерес и потому, что дает представление о жизненности вида в тех или иных фитоценотических условиях. Изучение влияния различных факторов (климатических, почвенных, фитоценотических и др.) на семенную продуктивность растений имеет и теоретическое и прикладное значение.

Наша работа по изучению динамики семенной продуктивности ряда степных видов проводится в Курском Центрально-Черноземном заповеднике на Стрелецкой степи, где имеются нескашиваемые уже 26 лет участки; часть наблюдений проводится в питомнике заповедника.

В своей работе мы ставим задачи: 1) проследить динамику семенной продуктивности избранных нами степных видов растений по годам в зависимости от погодных и почвенных (влажность почвы) условий; 2) изучить влияние на изменение семенной продуктивности хозяйственного режима степи (сенокошение); 3) исследовать влияние возраста растений на изменение семенной продуктивности; эта работа проводится в питомнике заповедника, где имеются разновозрастные особи эспарцета песчаного — одного из объектов наших наблюдений.

Работа включена в комплексные исследования, проводимые в заповеднике по общей теме: «Обмен и превращение веществ и энергии в основных биогеоценозах центральной части лесостепной полосы европейской территории СССР». Это даст возможность связать наши данные с метеорологическими показателями и результатами исследований почвенных процессов на тех же участках степи, где ведутся и наши наблюдения.

Важным этапом исследования является разработка дифференцированной методики изучения семенной продуктивности растений, соответствующей морфологии и биологии их генеративных органов. Кроме того, методика должна варьировать в зависимости от задач исследования. И данная статья преследует цель изложить применяемую нами методику изучения семенной продуктивности растений с растянутым периодом созревания плодов (на примере эспарцета песчаного — *Onobrychis arenaria*). Полученный же цифровой материал мы приводим только частично в качестве иллюстрации.

Мы рассматриваем семенную продуктивность аналитически, с учетом следующих ее элементов: потенциальной продуктивности, процента плодоцветения и реальной продуктивности.

Под потенциальной продуктивностью (сокращенно, — *П. П.*) растения мы понимаем такое количество семян или плодов (если у растения односеменные плоды), которое могло бы дать растение при 100%-м плодоцветении. Под процентом плодоцветения (Работнов, 1950; Гогина, 1960, и др.) мы понимаем количество завязавшихся плодов относительно количества цветков. В случае же многосемянного плода необходимо дать новое понятие, отражающее количество образовавшихся семян в плоде относительно числа заложившихся в нем семяпочек. Так как мы имеем дело с односемянными плодами, то этого понятия не касаемся.

Но эта цифра еще не говорит о реальной продуктивности растения, так как какое-то количество завязавшихся плодов погибает в силу тех или иных неблагоприятных условий, недостаточного притока питательных веществ или из-за повреждения насекомыми. Поэтому приходится выявлять реальную семенную продуктивность (сокращенно, — *Р. П.*), под которой мы понимаем количество полноценных, т. е. нормально развитых неповрежденных плодов (семян).

Конечно при такой постановке вопроса нас не могла удовлетворить методика учета семенной продуктивности Эклунда (Каменецкая, 1952). По этой методике берутся 20 средних особей определенного вида растения, на них учитывается количество плодущих стеблей, на 20 стеблях подсчитываются плоды и в 20 плодах — семена. Для эспарцета таким путем просто невозможно учесть среднюю семенную продуктивность в силу особенностей его морфологии и биологии. У эспарцета очень растянутый период цветения, а следовательно и период созревания плодов. К тому же созревшие плоды быстро осыпаются. И чтобы проследить, какое количество плодов завязывается на генеративном стебле растения и сколько из них доходит до стадии, когда они становятся полноценными, необходимо проводить наблюдения в течение всего вегетационного сезона на строго фиксированных соцветиях. Поэтому мы применили метод «паспортизации» модельных особей эспарцета. В «паспорте» можно проследить, какое количество плодов завязывается и в какой фазе они опадают, не достигнув зрелости (приводим образец «паспорта»).

Для учета потенциальной продуктивности генеративного стебля эспарцета подсчитывалось количество соцветий на 50 генеративных стеблях, причем количество соцве-

«Паспорт» одного из растений эспарцета

	26 VI 1961	2 VII 1961	9 VII 1961	14 VII 1961
Соцв. 1	17с/21с/6с5о14л	$13+_2 2+_1/17+_2 2+_1/10+_2 8+_1$	$11+_3 1+_2/16+_2/16+_2$	$11+_4/15+_3/15+_3$
Соцв. 2	26с/7с11о/∼о	$21+_2/14+_1/30$с	$20+_2/17+_2/23+_2 1$г	$13+_4/9+_3/14+_3$
Соцв. 3	24с/6с13о4л/∼л	$22+_2/17+_2/25$с	$21+_2/15+_2/16+_2$	$15+_4 1$х$/10+_3/10+_2$
Соцв. 4	16с2о/11о13л/∼л	$13+_2/23$с/30с	$8+_2/20+_2/11+_1$	$4+_3/11+_3/8+_3$
Соцв. 5	11с1о/2с6о9л/∼л	$3+_2/12+_1/18$с	$3+_2/11+_2/17+_2 1$х	$1+_3/6+_3/16+_3$

20 VII 1961	26 VII 1961	1 VIII 1961	7 VIII 1961	13 VIII 1961	П. П.	Количество завязавшихся плодов	Р. П.
$4+_4 7$оп$/8+_4 7$оп$/8+_4 5$оп				все плоды $+_4$ опали	76	52	39
$6+_4 6$оп$/8+_4 1$оп$/12+_4$					98	58	31
$9+_4 6$оп$/9+_4 1$оп$/9+_4$					88	55	34
$3+_4 1$оп$/10+_4/6+_4 1$оп					74	44	21
$1+_4/5+_4/15+_4$					67	32	21

Условные обозначения: л — бутон, о — цветок, с — отцветший цветок, ∼ знак ставится в том случае, когда подсчитать количество бутонов или цветков из-за их скученности еще нельзя, но по мере дальнейшего созревания ось соцветия вытягивается и эту цифру можно уточнить, $+_1 +_2 +_3 +_4$ — знаки, показывающие фазы зрелости плодов: $+_1$ — завязавшиеся плоды, $+_2$ — зеленые, еще недостигшие нормальных размеров плоды, $+_3$ — плоды выполненные, достигшие нормальных размеров, но еще зеленые, $+_4$ — зрелые плоды, х,г — поврежденные плоды, галл; оп — опавшие плоды. В паспорте за 26 VII, 1 VIII, 7 VIII данные не проставлены, так как в этот период происходит осыпание плодов. Косые линии отделяют цветки 3 зон соцветия.

тий на главном стебле и на боковых веточках I и II порядка учитывалось отдельно; в 50 соцветиях с главного цветоноса и с боковых веточек I и II порядка подсчитывалось количество цветков. Такое разграничение проводилось потому, что положение соцветия на стебле оказывает влияние на его продуктивность. Например, П. П. соцветия с главного цветоноса на косимой степи в среднем равна 61 цветку, с боковой веточки I порядка 46, а с боковой веточки II порядка 31 цветку. Все эти подсчеты, необходимые для определения П. П., проводились один раз в сезон. Кроме того, учитывалась П. П. на фиксированных соцветиях модельных особей.

Для учета процента плодоцветения и реальной продуктивности соцветия на степи в 17-м и 20-м квадратах (т. е. в двух повторностях) на косимом и некосимом участках было зафиксировано по 15 особей эспарцета. На каждой из них отмечались металлическими бирочками с номерками по 5 соцветий, занимающих различное положение на стебле (нижние, средние и верхние соцветия главного цветоноса; соцветия боковых ветвей). Каждое соцветие при подсчетах на них цветков и плодов для удобства делилось металлической проволочкой на 3 зоны. Таким образом, на степи было зафиксировано 60 особей, а на них 300 соцветий. Над этими соцветиями в течение вегетационного сезона велись наблюдения через каждые 5 дней. По такой же методике проводились наблюдения в питомнике над разновозрастными особями эспарцета. В первые учеты подсчитывалось общее количество цветков и бутонов на каждом соцветии, а в последующие сроки наблюдений учитывалось количество: 1) завязавшихся плодов, 2) поврежденных плодов и 3) созревших плодов в каждом соцветии.

На каждое растение был составлен свой «паспорт», в который были занесены все 5 фиксированных соцветий и в каждый срок учета отмечалось количество цветков и плодов в соцветии, начиная с момента завязывания плода и кончая его полным созреванием и осыпанием. Наблюдения проводились с 26 VI по 15 VIII. Ниже приводится «паспорт» одного из растений с косимой степи 2-го участка.

Если проанализировать показатели «паспорта», то можно получить следующие данные: 1) П. П. соцветия; количество завязавшихся плодов на соцветии; Р. П. соцветия; количество поврежденных плодов в соцветии; 2) количество опадающих цветков и бутонов на побегах различного порядка; 3) данные по динамике созревания и опадения плодов по фенофазам и на побегах различного порядка.

Таким образом, «паспорт» дает наглядную картину П. П. и Р. П. и позволяет сделать более или менее вероятные предположения о причинах снижения реальной семенной продуктивности растения. Например, полученные результаты показывают, что процент плодоцветения резко снижается за счет осыпания отцветших цветков. За счет же осыпания плодов в фазе =- и +- и вследствие повреждений снижается Р. П. Очевидно, недостаточный приток питательных веществ приводит к гибели этих незрелых плодов.

Литература

Гогина Е. Е. (1960). Семенная продуктивность некоторых эдификаторов высокогорных лугов Юго-Осетии. Бот. журн., 9. — Каменецкая И. В. (1952). Семенное возобновление растительности северной степи. Диссерт. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3. Геоботаника, 6.

Ульяновский педагогический институт.

(Получено 18 VI 1962).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

Т. И. Серебрякова

СТРОЕНИЕ И ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ВЕРХУШКИ ПОБЕГА

С 10 рисунками

За последние 25—30 лет чрезвычайно возрос интерес к изучению строения и деятельности верхушечных меристем цветковых растений и в особенности верхушек побегов. Такой интерес понятен: верхушка побега дает начало не только стеблю с его сложным анатомическим строением, но и боковым органам — листьям и боковым побегам; из этой же верхушки в дальнейшем формируются соцветия и цветки.

В процессе изучения многочисленных объектов было выявлено большое разнообразие в строении верхушек побегов у разных видов в пределах разных систематических групп, а также изменчивость этого строения в зависимости от периодичности работы меристемы и онтогенеза побега и растения в целом. Изучение велось как с морфолого-анатомической и цитологической точек зрения, так и с физиолого-биохимической, особенно в последнее время.

В русской ботанической литературе очень мало обзоров этих новых работ (Кондратьева, 1955; отчасти Первухина, 1957; Василевская и Кондратьева-Мельвиль, 1958), а между тем сведения, приводимые о конусах нарастания и о верхушечных меристемах побегов в наших учебниках, очень скудны и устарели. Исключение представляет лишь недавно вышедший курс анатомии растений А. А. Яценко-Хмелевского (1961). Чрезвычайно полно и компактно сведены последние данные о верхушках побегов в «Plant anatomy» (Esau, 1953) и «Anatomy of seed plants» (Esau, 1960).

Как известно, впервые представление о верхушке побега как источнике всех тканей и органов его было высказано Вольфом (Wolff, 1759). Детальные анатомические исследования верхушек побегов начались с мхов, у которых Негели (Nägeli, 1845) обнаружил единственную верхушечную (апикальную) клетку, резко отличающуюся от своих производных и дающую начало всем клеткам тела растения. Данные Негели были подтверждены на некоторых других растениях (хвощах, плаунах и папоротниках), в частности, Гофмейстером (Hofmeister, 1851), выдвинувшим теорию верхушечной инициальной клетки. Но дальнейшие исследования на многочисленных объектах (Бекетов, 1858; Hanstein, 1868; Pringsheim, 1869; Strassburger, 1872; Kny, 1878; Haberlandt, 1880; de Bary, 1884; Dingler, 1886; Koch, 1891, и др.; подробный обзор смотри у Popham, 1951) привели к выводу об отсутствии апикальной клетки у голосеменных и покрытосеменных растений и о наличии определенной слоистости или зональности в их относительно массивном многоклеточном конусе нарастания. Впервые этот вывод был сформулирован Ганштейном (Hanstein, 1868), в чем и состоит положительная роль его теории гистогенов. Но гистогенная теория Ганштейна предполагала строгую предопределенность возникновения отдельных участков постоянных тканей побега из определенных слоев меристемы; давала жесткую схему, в которую перестали укладываться факты, как только число объектов исследования увеличилось. Сам Ганштейн основывался на немногих объектах — водных растениях с весьма специфическим конусом нарастания. Последующие работы показали, что если еще дерматоген в ряде случаев и может быть признан за гистоген, всегда дающий эпидермис, то периблема и плером как строгие предшественники первичной коры и осевого цилиндра не существуют. В частности, последний факт выявился в результате непосредственных наблюдений Шоуте (Schoute, 1903) над формированием проводящей системы. Сейчас теория гистогенов Ганштейна для верхушки побега может считаться полностью неприемлемой, хотя в ряде учебников еще и приводится.

Несмотря на отрицание гистогенной роли отдельных слоев меристемы, наличие самих слоев подтверждалось большинством исследований. Наличие слоистости безусловно связано с более или менее закономерным распределением направлений деления клеток в конусе нарастания. На эту закономерность указывал еще Сакс (Sachs, 1878), не придавая особого значения слоистости как таковой. Используя господствующие направления деления клеток в разных участках меристемы — антиклинальные и периклинальные — Шмидт (Schmidt, 1924) сформулировал свою концепцию туники—корпуса, гораздо более гибкую по сравнению с гистогенной теорией Ганштейна. Туника с антиклинальным делением клеток и корпус с клетками, делящимися во всех направлениях, — не гистогены, а просто две независимые области меристемы со своими собственными инициальными группами клеток и разными способами роста. Объемный рост побега происходит за счет деятельности корпуса; туника участвует

только в поверхностном его росте. Некоторые морфологи объясняли образование листовых примордиев преобладанием поверхностного роста над объемным, вследствие чего и образуются «складки» на поверхности конуса нарастания (Schüepp, 1938 г.). Относительно независимая деятельность отдельных слоев туники и корпуса была экспериментально доказана серией работ цитологов, исследовавших периклинальные цитохимеры у разных цветковых растений (Buder, 1915, 1928; Satina и др., 1940, 1941 и др.; Dermen, 1945, 1947, и др.).

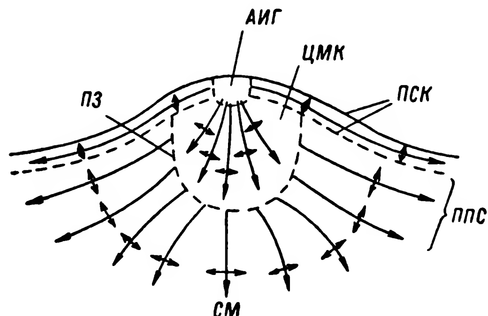


Рис. 1. Схема распределения зон и способов роста на продольном разрезе верхушки побега *Ginkgo biloba*. Стрелки показывают преобладающее направление и интенсивность роста. (По Foster, 1938).

аиг — апикальная инициальная группа; *цмк* — центральные материнские клетки; *пск* — поверхностные слои клеток; *пз* — переходная зона; *ппс* — периферические подповерхностные слои; *см* — стержневая меристема.

Концепция туники—корпуса оказалась очень удобной для описательной работы и была воспринята большинством исследователей, вызвав новую, очень мощную вспышку исследований верхушки побега с начала 30-х годов и до настоящего времени.

За 1935—1960 гг. был накоплен огромный описательный материал, охвативший все типы высших растений, в том числе и многочисленные цветковые, принадлежащие к разным семействам. Перечислить все частные работы здесь не представляется возможным; из обзоров, появлявшихся время от времени, следует указать обстоятельные работы Фостера (Foster, 1939а, 1939б), Сифтона (Sifton, 1944), Мейджамдара (Majumdar, 1945), Филипсона (Philipson, 1947а, 1947б, 1949). Попэма (Popham, 1951), Уордлоу (Wardlaw, 1953), Джиффорда (Gifford, 1954), Е. А. Кондратьевой (1955), Бюва (Buvat, 1955), В. К. Василевской и Е. А. Кондратьевой-Мельвиль (1958), Эзау (Esau, 1953, 1960), Синнотта (Sinnott, 1960). Количество исследованных цветковых растений к 1954 году (по Gifford) составляло 172 вида из 64 семейств, а после этого, конечно, значительно возросло: лишь в одной работе Зенгаса (Senghas, 1956—1957) анализируется 85 видов из 26 семейств.

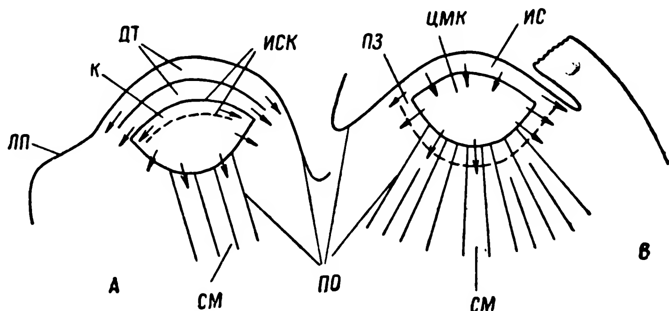


Рис. 2. Схемы верхушек побегов в продольном разрезе: *А* — двудольное (*Pisum*) с туникой и корпусом; *В* — голосеменное (*Pinus*) с периклинально делящимся инициальным слоем и зоной центральных материнских клеток. Обе схемы иллюстрируют соотношение промеристемы с деривативными областями. Стрелки указывают направление, в котором клетки отходят от слоев апикальной меристемы. (По Esau, 1960).

дт — двуслойная туника; *к* — корпус; *иск* — инициальный слой корпуса; *лп* — листовой примордий; *см* — стержневая меристема; *по* — периферическая область; *ис* — инициальный слой; *цмк* — центральные материнские клетки; *пз* — переходная зона.

Попытаемся кратко изложить основные результаты этих многочисленных исследований в соответствии с разными аспектами рассмотрения верхушки побега у разных авторов.

По мере накопления фактов выявились существенные отличия голосеменных от покрытосеменных в строении конуса нарастания. Концепция туники—корпуса, несмотря на всю свою гибкость, оказалась для большинства голосеменных неприменимой. У них не обнаружена туника, т. е. слой, инициали которого образуют только поверхностные слои тканей, не участвуя в формировании внутренних тканей. У голо-

семенных группа поверхностных клеток верхушки (апикальная инициальная группа, рис. 1) делится не только антиклинально, как туника покрытосеменных, но и периклинально, пополняя своими производными внутренний массив меристемы и являясь, таким образом, родоначальницей всех тканей побега. Фостер (Foster, 1938, 1939а, 1939б, 1941) выделил в меристеме верхушки побега голосеменных несколько зон в зависимости не только от направлений деления клеток, но и от других различий этих клеток: их размеров, формы, степени вакуолизации, степени «меристематичности» (частоты делений). Примером такой цитогистологической зональности может служить строение верхушки побега гинкго (рис. 1, по Фостеру) и сосны (рис. 2, *В*, по Эзау).

Кроме упомянутой апикальной инициальной группы клеток с их активным делением, здесь различаются еще 3 зоны.

Субапикальная зона центральных материнских клеток (рис. 1 и 2, *В*) состоит из наиболее крупных в конусе нарастания клеток, которые делятся редко, имеют гигантские ядра, часто сильно вакуолизированы и толстостенны. Объем зоны более или менее постоянен. Продукты деления этих клеток отходят в нижележащие зоны, причем в переходной области нередко выявляется еще зона камбиевидных активно делящихся клеток.

Зона периферической или боковой меристемы характеризуется мелкоклетностью и гораздо большей «меристематичностью», чем зона центральных материнских клеток. Клетки быстро делятся во всех направлениях, главным образом поперечно; часть клеток приобретает вытянутую форму и дает начало прокамбиальным тяжам. Пополняется эта зона за счет деления субапикальных и поверхностных клеток. Именно из периферической зоны впоследствии дифференцируются и внутренние ткани листовых примордиев, и первичная кора стебля, и проводящая система. Выражена эта зона наиболее отчетливо на уровне формирования самых верхних листовых примордиев.

Зона центральной стержневой меристемы характеризуется довольно крупными клетками, которые делятся преимущественно поперечными перегородками и поэтому образуются характерные продольные (вертикальные) ряды клеток. Деления происходят реже, чем в периферической зоне; клетки сильно вакуолизируются, вытягиваясь и разрастаясь; из них формируется сердцевина стебля. Эта зона принимает активное участие в вытягивании стебля, в росте междоузлий в длину.

Сравнение конусов нарастания побегов покрытосеменных с образцами, описанными Фостером и другими исследователями для голосеменных, показало, что и у цветковых возможно и целесообразно выделение четко выраженных з о н м е р и с т е м ы с разными типами клеток и разными способами роста. Но при этом необходимо более широкое понимание верхушки побега, включая не только апикальную гладкую часть конуса, но и нижележащую область формирования первых листовых примордиев, где ткани все равно остаются меристематическими, даже в еще большей степени, чем в собственно конусе нарастания (Esau, 1960).

Концепция туники—корпуса помогает понять структуру и рост собственно апикальной меристемы, конуса нарастания в узком смысле. Концепция же цитогистологической зональности устанавливает связь между апикальной меристемой и дальнейшей дифференциацией побега, его органогенезом и гистогенезом, что чрезвычайно важно. Но тогда проблема в целом расширяется, ибо исследователь сталкивается с вопросами филлотаксиса, ветвления, ритма развития побега и с вопросом о природе органов цветка.

Для покрытосеменных характерны те же зоны, что и для голосеменных, за исключением апикального инициального слоя. Эзау, как и Филипсон, Рау и многие другие, считает вполне возможным сочетание концепций туники—корпуса и цитогистологической зональности; собственно, первая концепция относится лишь к гладкой апикальной части конуса — промеристеме. Здесь имеются, по Эзау, одно- или чаще двуслойная туника (с самостоятельными инициалями каждого слоя) и корпус, соответствующий зоне центральных материнских клеток, с инициальным слоем, лежащим под туникой. Ниже, в области образования первых примордиев, за счет туники и отчасти корпуса возникает очень активная периферическая зона, а за счет остальной части корпуса — характерная зона стержневой или сердцевинной меристемы (рис. 2, *А*).

Таким образом, главное отличие покрытосеменных от голосеменных в деятельности верхушечной меристемы побега заключается в том, что у покрытосеменных поверхностные ее слои (туника) и глубжележащие (корпус) имеют свои независимые инициали, восстанавливают сами себя и формируют поверхностные и внутренние ткани побега относительно независимо. Так проявляется значительная специализация слоев меристемы, разделение функций между ними, хотя, разумеется, нельзя провести жестких границ между производными туники и корпуса в постоянных тканях.

Если сравнивать строение верхушек побегов высших растений в филогенетическом плане, то выявляется определенная тенденция в эволюции конуса нарастания. Эта тенденция хорошо показана в обзорной работе Попэма (Popham, 1951), который выделяет 7 типов строения верхушек побегов: I — папоротниковый тип с одной инициальной клеткой, II — переходный тип с 2—5 инициальными клетками (некоторые *Selaginella*), III — плауновый тип с тремя зонами меристемы, IV — тип гинкго с 5 зонами, V — тип *Abies—Kryptomeria* с 4 зонами, VI — тип опунции с 5 зонами (сюда относятся, кроме опунции, некоторые пальмы, сложноцветные, *Liriodendron*), VII — тип покрытосеменных (куда относится большинство цветковых) с 4 зонами.

Вместо термина «туника» Попэм употребляет термин «мантия», имея в виду способность внутренних слоев мантии иногда делиться периклинально.

Дав своей классификацией интересную картину общей филогенетической тенденции в развитии конусов нарастания, Попэм сам критически оценивает свои «типы» с точки зрения систематики и филогении цветковых. Он понимает, что его VI и VII типы не отражают ни всего разнообразия, ни каких-либо эволюционных тенденций в пределах типа покрытосеменных.

Итак, эволюция шла от одной инициальной клетки, ответственной за построение всего побега, к их небольшой группе, затем к большому массивному слоистому конусу нарастания. Возникновение большой ростовой зоны имело прогрессивное значение в эволюции и привело к объединенному росту листовых зачатков и участков стебля («фитонов» или «фитомеров» как «единиц роста», — Schüepp, 1938; Evans a. Grover, 1940). Увеличение размеров конуса нарастания сделало возможным также переход от дихотомии к боковому ветвлению (Серебряков, 1952). В смысле направления делений эволюция шла от исключительно периклинальных делений инициальной клетки или их группы к постепенному уменьшению числа периклинальных делений и выделению все более четкого поверхностного слоя меристемы, где деления стали исключительно антиклинальными. Значение такой дифференциации и специализации верхушечной меристемы, очевидно, стоит в совершенствовании п о в е р х н о с т н о г о   р о с т а, ответственного в первую очередь за образование боковых органов — листьев, строение которых носит явно приспособительный характер у цветковых растений. По мнению Стеббинса (цитир. по Popham, 1951), приспособительная эволюция цветковых шла именно по линии изменений в строении листьев, а различия в строении и деятельности конуса нарастания, сами по себе не носящие адаптивного характера, возникли в связи с разным характером развития листьев.

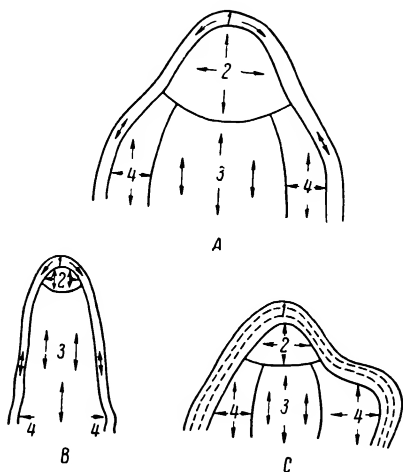


Рис. 3. Схемы зональной структуры верхушек побегов. Стрелки указывают направление роста.

А — гипотетическая верхушка побега цветкового растения; *В* — верхушка побега *Elodea*; *С* — верхушка побега *Narcissus*. *1* — туника и ее инициали; *2* — инициали корпуса; *3* — стержневая меристема; *4* — боковая меристема. (По Stant, 1954).

И действительно, рядом конкретных исследований выявляются различия во внешней форме и зональном расчленении конусов нарастания у разных видов, коррелятивно тесно связанные со структурой взрослого побега, в частности с размерами и формой взрослых листьев, соотношением длин междоузлий, условиями обитания растений.

Показательны в этом отношении работы Стант (Stant, 1952—1954), В. К. Василевской (1955), В. К. Василевской и Е. А. Кондратьевой-Мельвиль (1958).

В работе Стант анализируются конусы нарастания побегов 5 видов однодольных: *Elodea densa*, *Convallaria majalis*, *Carex hordeistychos*, *Luzula silvatica* и *Narcissus pseudonarcissus*. Форма конусов нарастания у них разная (рис. 3): от удлиненноцилиндрической у *Elodea*, через ряд переходов, до плоской и широкой у *Narcissus*. Строение взрослых побегов у этих растений тоже очень различно: если у *Elodea* листья мелкие и тонкие, а междоузлия стебля вытянутые и тоже довольно тонкие, то у *Narcissus* листья крупные, массивные, целиком охватывающие ось своим основанием, а стебли толстые с укороченными междоузлиями. У всех исследованных видов Стант описывает 4 зоны в меристеме верхушки побега: тунику, инициали корпуса, стержневую меристему и боковую (периферическую) меристему, давая общую схему их расположения (рис. 3, *А*). Но при детальных измерениях этих зон выясняется, что соотношения размеров их различны у исследованных 5 видов. Если у *Elodea* область стержневой меристемы очень длинная, а боковая меристема почти отсутствует (рис. 3, *В*), то у *Narcissus*, наоборот, боковая меристема занимает почти половину поперечника конуса, а область стержневой меристемы короткая (рис. 3, *С*). Математическая закономерность здесь заключается в том, что отношение длины стержневой меристемы к общей длине конуса обратно пропорционально отношению толщины боковой меристемы к общей толщине конуса (на уровне 1-го листового примордия). Чем шире периферическая меристема, тем короче стержневая и наоборот.

Так как боковая меристема формирует листья, а стержневая активно участвует в удлинении стебля, образуя сердцевину, то выявляющаяся коррелятивная связь вполне понятна. Слабо развитая боковая и хорошо выраженная стержневая меристема имеется у мелколистных растений с длинными междоузлиями, и, наоборот, у крупнолистных растений с укороченным стеблем, у розеточных форм, боковая меристема сильно развита, а стержневая выражена слабо; она быстро превращается в ткань сердцевины.

Выявленные отношения Стант связывает с физиологическими причинами: она считает, что активные клетки мощной периферической меристемы, потребляя массу пластических веществ, притекающих в конус, ограничивают приток их в область стержневой меристемы; активный рост листьев коррелятивно задерживает рост междоузлий.

В работах В. К. Василевской (1955, 1958) о микрофилльных и афилльных растениях также анализируются коррелятивные связи между размерами отдельных зон меристемы и развитием листьев и стеблей у взрослых побегов. При этом автор подчеркивает, что адаптивные черты в строении побегов растений этих своеобразных экологических групп проявляются на очень ранних фазах онтогенеза, что отражает длительную историю выработки этих приспособлений. Лист приобретает свои приспособительные черты не под непосредственным влиянием современных внешних условий, а благодаря закрепленной в филогенезе адаптации и специализации меристемы конуса

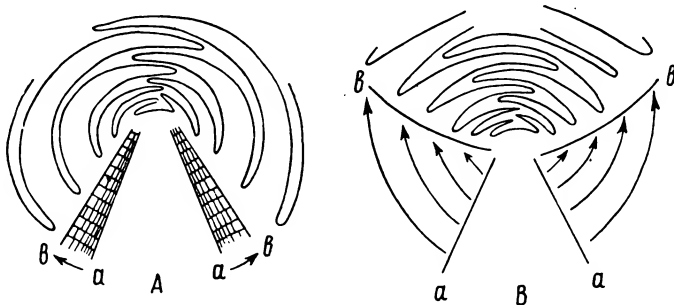


Рис. 4. Первичное утолщение оси побега.

А — схема деятельности специализированной меристемы. Ткань, расположенная между *а* и *в*, образуется в направлении стрелок, из меристемы, находящейся на границе туники и корпуса. *В* — схема, поясняющая образование «верхушечной ямки». Прирост, идущий в направлении стрелок между *а* и *в*, столь велик, что точка роста оказывается в углублении. (По Troll, 1959).

нарастания. Поэтому ксерофиты афилльного и микрофилльного типа не проявляют морфологической пластичности при переносе их в другие экологические условия.

К этим исследованиям примыкает серия очень интересных работ, выявляющих характер деятельности верхушечной меристемы побега у растений со своеобразной формой взрослого стебля, обусловленной первичным утолщением. В первую очередь это явление было изучено у однодольных — луковичных лилейных, пальм (Helm, 1937; Ball, 1941), а затем и у двудольных — кактусов (Boke, 1941, 1951), розеточных и полурозеточных форм с укороченными стеблями и у некоторых короткокорневищных трав, (например, *Plantago*, *Taraxacum*, зонтичные, *Geum*) в результате детальнейших исследований Тролля, Рау и их школы (Troll, 1949; Troll u. Rauh, 1950; Rauh u. Reznik, 1951, 1953; Rauh u. Rappert, 1954). У всех этих растений верхушечная меристема побега, во-первых, сама очень часто имеет вид не конуса, а плоского или даже вогнутого участка, а во-вторых, этот участок верхушечной меристемы бывает расположен ниже уровня прикрепления окружающих листьев, на дне чашевидного углубления — «верхушечной ямки» (Scheitelgrube) (рис. 4, по Troll, 1959). Общий результат всех упомянутых исследований сводится к следующему:

1) Резкое увеличение толщины стебля непосредственно под меристематической верхушкой у описанных растений вызывается главным образом деятельностью специализированной первичной меристемы. Это первичное утолщение играет гораздо бо́льшую роль, чем «усиление» собственно конуса нарастания, расширение его основания (как у цикадовых).

2) Специализированная меристема первичного утолщения у однодольных сходна с камбием по характеру деления и расположения клеток; у двудольных же она выглядит несколько иначе («паренхимный тип»). Она может быть производной сердцевины (т. е. центральной стержневой меристемы), при так называемом медуллярном типе утолщения, или производной коры (т. е. периферической меристемы), при так называемом кортикальном типе утолщения (Troll u. Rauh, 1950), но начинается всегда на границе туники и корпуса (Troll, 1959, рис. 4, *А*). Кортикальный тип в чистом виде втречается реже (только у *Cactaceae*, *Crassulaceae* и *Gesneriaceae*). Образование верхушечной ямки у двудольных вызвано сочетанием медуллярного и кортикального утолщения.

3) Деятельность меристемы первичного утолщения состоит в образовании все расширяющихся участков с преобладанием регулярных периклинальных делений (рис. 4, *А*, *В*). Клетки соответственно вытягиваются в антиклинальном направлении, образуют горизонтальные ряды, которые затем загибаются кверху. Такое направление роста и делений клеток приводит к утолщению оси и полному подавлению ее роста в длину, который, как известно, связан главным образом с деятельностью тех же цен-

тральных стержневых участков меристемы, но происходит при преобладании антиклинных (поперечных) делений и образовании вертикальных рядов клеток.

Приведенные результаты изучения первичного утолщения побегов также иллюстрируют тесную взаимозависимость характера деятельности верхушечной меристемы и формы взрослого побега.

В результате ряда исследований последнего времени установлен также факт изменчивости верхушек побегов у одного и того же растения.

Первая категория таких изменений связана с ритмом листообразовательной деятельности конуса нарастания. Форма и объем собственно конуса изменяется в течение пластохрона, промежутка времени между моментами заложения двух последовательных примордиев. Пластохронные изменения формы конуса хорошо прослежены у ряда двудольных, в частности Шюппом в серии его работ, начиная с 1914 г. (сводная работа — Schüepp, 1938) и другими исследователями (Schmidt, 1924; Zimmermann, 1928; Louis, 1935 г.; Popham a. Chan, 1950; Rouffa a. Gunckel, 1951 и др.); для злаков этот процесс подробно описан Рёслером (Rösler, 1928), Климом (Kliem, 1936), Шармэном (Sharman, 1942, 1945, 1947) и др. На рис. 5, заимствованном у Шюппа (с некоторыми техническими изменениями), дается серия схематических контуров медианного продольного среза верхушки побега *Lathyrus odoratus*, имеющей двурядное листорасположение. Срезы подобраны в такой последовательности, что отражают ход изменения формы и размеров конуса нарастания в течение двух пластохронов. Контур I изображает гладкую часть конуса нарастания, ограниченную точками *A* и *B* — пазухами уже имеющихся ниже конуса боковых примордиев. В таком состоянии конус нарастания находится в начале пластохрона, сразу после отчленения очередного примордия (в точке *B*). На контурах *II*—*IV* можно видеть, как изменяются размеры и формы конуса *AB*; из слабо асимметричного он делается сильно асимметричным, справа намечается выпуклость, которая на контуре *IV* уже почти превратилась в листовой примордий (пластохрон кончается). Условно концом первого и началом второго наблюдаемого пластохрона надо считать момент, изображенный на контуре *V*; новый примордий $в_1$ явно отчленился от конуса; появилась точка *C* — пазуха этого нового примордия. Конус нарастания теперь резко уменьшился, он ограничен уже точками *B* и *C* и, будучи слабо асимметричным, представляет по форме зеркальное отражение контура *I*. Контуры *VI*—*VIII* показывают новую серию изменений формы конуса *BC* на протяжении второго пластохрона, зеркально повторяющих изменения конуса *AB* в первом пластохроне. Выпуклость теперь намечается слева. Контур *IX* изображает момент окончания второго и начала третьего пластохрона, отчленение нового примордия $в_2$ благодаря появлению пограничной точки *D* — пазухи этого примордия. Конус снова уменьшился, он теперь ограничен точками *C* и *D*, а по форме точно повторяет конус *AB* контура *I*.

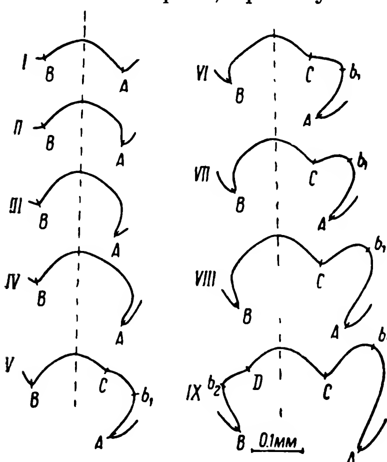


Рис. 5. Изменение формы конуса нарастания *Lathyrus odoratus* в течение двух пластохронов. Схемы продольных разрезов верхушки побега в медианной плоскости листьев (листорасположение двурядное).

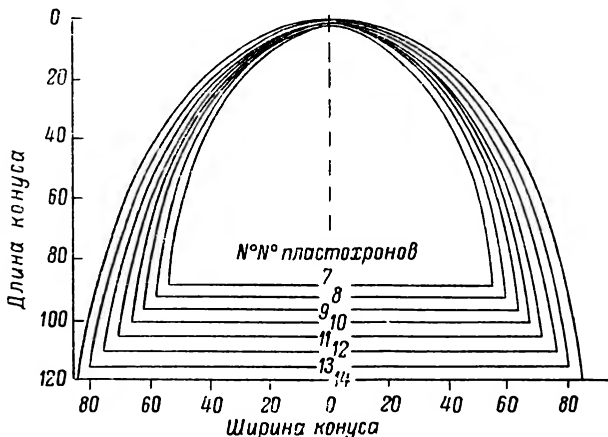
I—*IX* — последовательные состояния конуса нарастания: *I*—*V* — первый пластохрон, *V*—*IX* — второй пластохрон; *AB* — условные границы первоначально гладкой части конуса нарастания (пазухи уже имеющихся листовых примордиев); *C*, *D* — условные границы вновь появляющихся примордиев (их пазухи); $в_1$, $в_2$ — верхушки вновь появляющихся листовых примордиев. (По Schuepp, 1938, с изменениями).

Из рисунка видно, что непосредственно перед отчленением очередного листового примордия размеры конуса нарастания достигают определенного максимума, а сразу после отчленения становятся минимальными. В течение пластохрона эти размеры снова постепенно восстанавливаются с изменением формы конуса. Таким образом, пластохронные изменения ритмически повторяются.

Образование примордиев естественно связано с перераспределением цитогистологических зон конуса, что выявлено в ряде работ (в частности, Popham, 1951). Типичная зональность делается все более явственной по мере формирования листового примордия, но к концу пластохрона гладкая часть конуса нарастания, все увеличивающаяся в размерах, имеет уже слабое расчленение на зоны; с заложением нового примордия на его уровне в конусе нарастания снова возникают и делаются все более заметными соответствующие зоны и т. д.

Надо заметить, что употребление понятий и терминов «пластохрон» и «пластохронный возраст» при описании онтогенеза побега помогает выявить ряд интересных закономерностей. Так, например, в работе Шармэна (Sharman, 1942) разобрано не только заложение примордиев, но и их дальнейшее развитие и влияние на формирование соответствующих им участков стебля (метамеров побега) у кукурузы в течение

ряда пластохронов. При этом время дифференциации тех или иных анатомических и морфологических структур оказывается закономерно связанным с определенным пластохронным (а не календарным) возрастом метамера. По нашим наблюдениям (Серебрякова, 1959, 1961), у луговых злаков, как правило, развертывание боковой почки происходит после образования в ней строго определенного для данного вида числа листовых зачатков, иначе говоря, по прошествии определенного числа пластохронов. Заложение боковых почек тоже связано с определенным пластохронным возрастом соответствующего метамера побега.



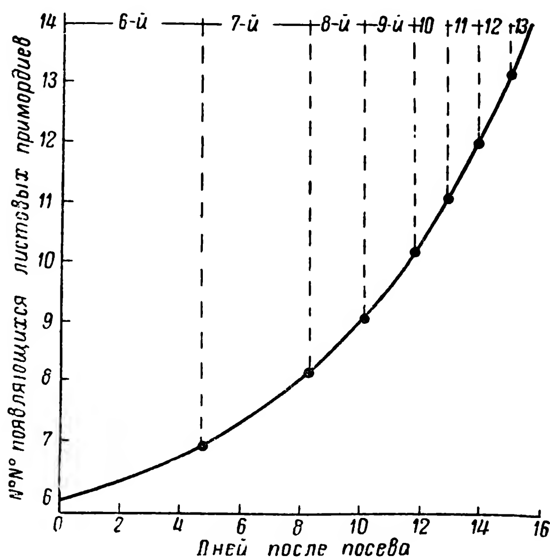


Рис. 6. Диаграмма изменения размеров конуса нарастания побега кукурузы в течение 7-го—14-го пластохронов (вверху, в μ) и кривая скорости заложения листовых примордиев в течение тех же пластохронов. (По Abbe и Phinney, 1951).

Таким образом, пластохрон является единицей времени, очень удобной для описания ритмических процессов морфогенеза.

«Пластохронной терминологией» обычно пользовались и пользуются некоторые морфологи и анатомы; в последнее время эту терминологию предлагают ввести и физиологи растений (Erickson a. Michelini, 1957; Michelini, 1958) для большей сравнимости физиологического возраста исследуемых объектов; однако упомянутые авторы отступают от первоначального значения термина, толкуют его слишком произвольно. При этом они не достигают желаемой цели, т. е. установления фактического пластохронного возраста всего растения и исследуемого листа.

Продолжительность пластохрона очень сильно варьирует даже у одного и того же побега. Детально это показано Абе с соавторами (Abbe и др., 1941, 1951, 1954) на верхушках побегов кукурузы. Ими изучалось изменение размеров конуса нарастания в течение вегетативной фазы развития кукурузы — от появления проростка до заложения соцветия. За это время проходят в среднем 7 пластохронов: от 7-го до 14-го (6 листовых зачатков уже заложено в почке зародыша до прорастания, а после появления 14-го зачатка формируется соцветие). В течение каждого из этих 7 пластохронов размеры верхушки увеличивались на постоянную величину, а длительность пластохронов закономерно уменьшалась — от 4.7 до 0.5 дня (рис. 6). Размеры клеток в это время, по измерениям авторов, оставались почти неизменными; таким образом, увеличение конуса происходило за счет деления и увеличения числа клеток. Скорость роста в расчете на пластохрон непрерывно увеличивалась. Не исключено, что это явление можно связать с возрастающей интенсивностью фотосинтеза по мере развертывания в этот период все новых листьев. Наоборот, в период эмбриогенеза у кукурузы на протяжении пяти или шести пластохронов, по данным тех же авторов, длительность последовательных пластохронов увеличивалась, а скорость роста верхушки уменьшалась.

В целом пластохронные изменения и связанные с ними закономерности изучены еще слабо, но исследование этих вопросов безусловно перспективно.

Уже из приведенных выше материалов видно, что кроме пластохронных изменений имеют место и онтогенетические. У кукурузы в течение эмбриогенеза и вегетативной

фазы развития побега шло постепенное увеличение размеров конуса нарастания. В категорию онтогенетических изменений верхушки побега входят как плавные постепенные изменения формы, размеров и зональности в течение вегетативной фазы, так и резкие скачкообразные изменения этих признаков, взаимосвязанные с серьезными физиологическими и биохимическими сдвигами при переходе в генеративную фазу.

Онтогенетические изменения в вегетативной фазе изучены еще недостаточно, хотя на них обращали внимание многие исследователи (Langdon, 1927; Whaley, 1939; Ball, 1941; Nast, 1941; Reeve, 1942; 1948; Miller a. Wetmore, 1945—1946; Boke, 1947; Dittmer a. Spensley, 1947; Troll u. Rauh, 1950; Kasapligil, 1951; Bersillon, 1951; Vaughan, 1952, 1953; Buvat, 1952; Rauh u. Reznik, 1953; Sussex, 1955; Millington a. Fisk, 1956, и др.). Большое количество видов в этом отношении описал и дал сводку литературы, правда, довольно одностороннюю, Зенгас (Senghas, 1956—1957).

В противоположность пластохронным изменениям онтогенетические изменения идут в одном направлении, «накладываясь» на пластохронные. Сводятся они, в первую очередь, к так называемому «усилению» (Troll-Rauh) конуса нарастания — увеличению его размеров вообще и диаметра его основания, в частности. Очень детально выявлен ход этого усиления для кукурузы в уже указанных работах Абе с соавторами (Abbe a. Phinney, 1951; Abbe, Phinney a. Baer, 1951; Abbe, 1954). Усиление точки роста отражается на форме стебля взрослого побега, который тоже постепенно утолщается («усиливается») и принимает форму обратного конуса. Хорошо это показано на нижней части побега кукурузы Троллем (Troll, 1935—1939, 1954). У многих однодольных и двудольных общее «усиление» побега — закономерное утолщение его последовательно возникающих участков — связано не только с усилением конуса нарастания, но и с первичным утолщением за счет специализированной меристемы, о чем говорилось выше. У двудольных первичное усиление (утолщение) впоследствии может быть замаскировано вторичным утолщением и выявляется лишь по обратноконусовидной форме сердцевинного тела на продольном разрезе стебля.

В процессе усиления верхушки побега пластохронные изменения становятся все менее значительными, так как на отчленение примордия идет относительно меньше меристемы (Senghas, 1957).

В работах Бюва, Зенгаса и других, помимо общих изменений формы и размеров конуса нарастания в течение вегетативной фазы, исследуются и отмечаются также изменения в характере цитогистологической зональности и размерах отдельных зон. В частности, очень варьирует количество слоев туники, что показано в работах Рив (Reeve, 1948) на ряде древесных и кустарниковых видов сем. *Fagaceae*, рода *Salix* и др.

Наиболее интересны работы, касающиеся изменений верхушек побегов при переходе в генеративную фазу. Обзоры их имеются у Филипсона (Philipson, 1949) и Джиффорда (Gifford, 1954); из более поздних работ интересны принадлежащие школе Тролля и французской школе Плантефоля—Бюва, а также Ф. М. Куперман и ее сотрудникам.

Фактические данные по этому вопросу сводятся в основном к следующему:

1) Форма конуса нарастания при переходе в генеративную фазу меняется. При этом обычно увеличивается его длина (высота), а ширина уменьшается, что вызывает утончение взрослого стебля в области соцветия («омоложение» по Троллю), исключая лишь типы соцветий с расширенной осью — корзинки, головки и их дериваты. В последнем случае имеет место второй цикл «роста усиления». Эти закономерности хорошо показаны в работах Рау и Резника, Рау и Рапперта. У злаков конус нарастания перед образованием соцветия сильно вытягивается (что отмечено еще Шмальгаузеном, 1870), а затем целым рядом исследователей (Bonnett, 1935, 1937, 1953 и др.; Weber, 1938—1939; Алекперов, 1939; Бассарская, 1940; Олейникова, 1940; Еременко, 1940; Evans a. Grover, 1940; Sharman, 1942, 1945; Куперман, 1950—1952, 1955; Заблуда, 1951; Ржанова, 1957; Bommer, 1959, и др.).

2) Происходит перераспределение органообразовательной деятельности при образовании оси соцветия: заложение пазушных конусов нарастания (будущих веток соцветия и цветков) опережает заложение и рост листовых зачатков — зачатков кроющих листьев; пластохроны неуклонно сокращаются (Engard, 1944) и, наконец, листообразовательная деятельность прекращается. Органогенез соцветий и цветков совершается в определенной последовательности. Для злаков (а затем и для других цветковых) Куперман с сотрудниками (1955) выделила несколько четких этапов органогенеза, причем выявлена тесная зависимость прохождения этих этапов от определенных внешних факторов.

3) Происходит существенное перераспределение цитогистологических зон и изменение характера деления клеток конуса нарастания (Gregoire, 1938; Philipson, 1946, 1947а, 1947б, 1948, 1949; Buvat, 1952, и др.). Согласно конкретным описаниям Филипсона, во флоральном апексе становится менее ясным деление на тунику и корпус; исчезает стержневая меристема (рис. 7, *C*), что связано с ограниченностью роста в длину соцветия и тем более цветка; в связи с прекращением листообразования выклинивается, оставаясь внизу, периферическая меристема, которая хорошо была выражена в вегетативной фазе (рис. 7, *B*); клетки же центральной зоны корпуса перестраиваются, все они приобретают характер периферической меристемы (активно делящейся и мелкоклетной) и вместе с туникой образуют мелкоклетную «мантию» вокруг разрастаю-

щегося паренхимного «ядра», которое затем превращается в ткань оси соцветия. Все эти изменения можно видеть на рис. 7, изображающем конус нарастания *Succisa pratensis* в разные моменты его развития (по Philipson, 1947а, 1947б). Активные деления захватывают апикальную зону, которая в вегетативной фазе характеризуется более слабой меристематической деятельностью и является более крупноклетной. За счет этих реорганизовавшихся участков меристемы и образуются органы цветка.

Фактическая картина изменений в деятельности отдельных зон конуса нарастания дала повод для разных истолкований природы цветочных меристем разными авторами — с одной стороны, Грегуаром и Бюва, с другой, Филипсоном и многими другими.

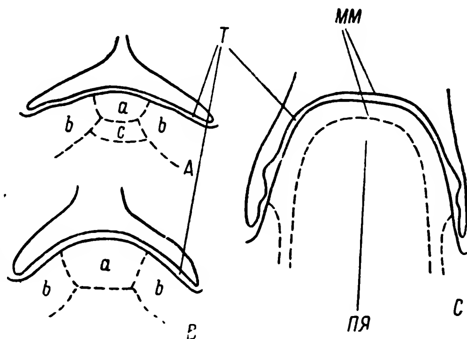


Рис. 7. Схема изменений зональности при превращении вегетативной верхушки побега в зачаток соцветия у *Succisa pratensis.*

А — верхушка побега весной, в период формирования листовых зачатков; *В* — ранняя стадия образования зачатка соцветия — начало вытягивания конуса; *С* — более поздняя стадия развития соцветия; *а* — центральная зона крупных клеток; *в* — периферическая зона; *с* — стержневая меристема. *т* — туника; *мм* — меристематическая мантия; *пя* — паренхиматозное «ядро». (По Philipson, 1947а).

4) Происходит ряд физиологических и биохимических изменений в клетках флоральной меристемы по сравнению с вегетативной, что и служит предпосылкой морфологических изменений. Меняется распределение ауксинов, нуклеиновых кислот и весь характер обмена веществ, но это уже специальная область, богатая новейшими исследованиями. Переход из вегетативной фазы в генеративную носит стадийный характер (см. Кружилин, 1962).

Таким образом, фактическая картина строения и деятельности верхушек побегов покрытосеменных к настоящему времени изучена довольно полно в разных аспектах. Вкратце это сводится к следующему: 1) меристематическая верхушка побега состоит из различных специализированных зон меристемы: здесь различаются туника, инициали корпуса, а ниже — зоны периферической и стержневой меристемы; 2) клетки собственно конуса нарастания в вегетативной фазе менее «меристематичны», чем нижележащие зоны; 3) жесткой предопределенности гистогенов нет, но все же образование отдельных органов и тканей связано с преимущественной деятельностью определенных зон меристемы; 4) наиболее активную роль в формировании листьев и стебля играют участки периферической и стержневой меристемы, взаимно коррелирующие; от их соотношения зависят соотношения размеров листьев и междоузлий взрослого побега и различные специфические формы этих побегов; 5) форма и расчленение конуса нарастания меняются периодически в течение пластохрона и неуклонно, с возрастом растения, в его онтогенезе 6) при переходе в генеративную фазу происходят наиболее резкие цитологические и морфологические изменения конуса нарастания, связанные с изменениями физиолого-биохимическими, при этом изменяется активность и характер деятельности отдельных цитогистологических зон, особенно верхушечной части конуса; в конечном итоге флоральный апекс исчерпывает всю меристему и теряет ту способность к постоянному самообновлению, которая характеризует вегетативный апекс.

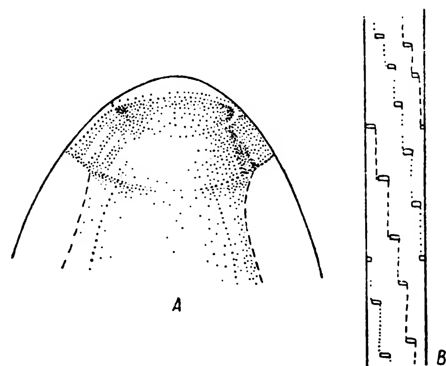


Рис. 8. Схема, иллюстрирующая теорию «инициального кольца» и листовых спиралей.

А — верхушка побега с инициальным кольцом; точки указывают митозы. Видны «генеративный центр» (участок наиболее интенсивных митозов) и отсутствие митозов на самом верхнем участке конуса нарастания; *В* — схема развернутой поверхности стебля, листья удалены, листовые следы образуют две спирали (штриховую и пунктирную). (По Plantefol, из Sinnott, 1960).

Разумеется, одна и та же фактическая картина может быть по-разному истолкована различными исследователями и может служить материалом для разных концепций.

В этом отношении интересны две современные концепции филлотаксиса, объясняющие появление новых листовых примордиев в строго определенных участках конуса нарастания с двух противоположных точек зрения. Теория «инициального кольца» Плантефоля (Plantefol, 1947а, 1947б, 1951), иллюстрированная рисунками 8 и 9, сводится к тому, что кольцо активно работающей меристемы, расположенное несколько

ниже верхушки конуса (рис. 8, *А*, рис. 9, *5*) порождает листовые примордии (рис. 9, *1*) и ткани стебля под ними (рис. 9, *2*, *3*) и непрерывно само себя восстанавливает, возбуждая новые периклинальные деления по соседству с уже заложившимся примордием (рис. 9, *4*). Плантефоль считает, что каждый новый примордий генетически связан с предыдущим, под непосредственным влиянием которого он возникает. Собственно верхушка, где митозы редки (рис. 8, *А*), не принимает участия в формировании вегетативного побега. Примордии, согласно Плантефолю, располагаются на конусе нарастания несколькими спиралями, чаще всего двумя, соответствующими парастихам и начинающимися от двух семядоль; ортостихи, таким образом, оказываются ненужной условностью. Каждая спираль (рис. 8, *В*) «работает» самостоятельно, под влиянием своего «генеративного центра», находящегося с самого начала ниже собственно верхушки побега. Взаимная связь листьев, расположенных на одной спирали, доказывается главным образом тем, что проводящие пучки этих листьев в стебле образуют единую систему, а системы пучков от разных спиралей никогда между собой не соединяются.

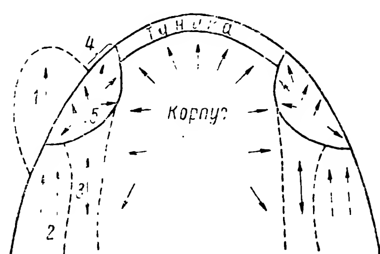


Рис. 9. Схема верхушки побега двудольного согласно концепции «инициального кольца».

1 — листовой примордий («иниций»), формируемый «инициальным кольцом»; *2* — паренхиматизация клеток по нижнему краю «кольца» (эпидермис четко отделяется от будущей коры); *3* — удлиняющиеся клетки, происходящие от «инициального кольца» (образуют цилиндр — «продесмогенное кольцо»); *4* — восстановление «инициального кольца»; *5* — «инициальное кольцо». *Стрелки* в центральной части схемы указывают главные направления роста корпуса на разных уровнях. (По Plantefol, из Gifford, 1954).

В теории физиологических полей Уордлоу (Wardlaw, 1953), основываясь как на своих экспериментах, так и на большой серии работ других исследователей (R. и M. Snow), объясняет определенный порядок заложения листовых примордиев не стимулирующим, а наоборот, тормозящим, ингибирующим влиянием ранее заложившихся листовых зачатков и собственно верхушки побега, вокруг которых на определенной площади создаются физиологические «поля». Новый примордий возникает в том месте, где физиологические поля предыдущих примордиев и физиологическое поле собственно верхушки конуса нарастания вследствие роста несколько раздвигаются и перестают соприкасаться друг с другом; тем самым в этой точке снимается их ингибирующее влияние.

С точки зрения теории ингибирующих полей Уордлоу можно объяснить и возникновение зачатков пазушных почек — боковых точек роста, которые появляются обычно позже зачатков их кроющих листьев, начиная формироваться сначала за счет более глубоких слоев меристемы, чем листовые зачатки. Возможно, что ингибирующее влияние листовых примордиев распространяется не только по поверхности конуса нарастания, но и в глубину, а по мере раздвигания примордиев освобождаются от этого торможения сначала более глубокие участки меристемы, и потом уже поверхностные.

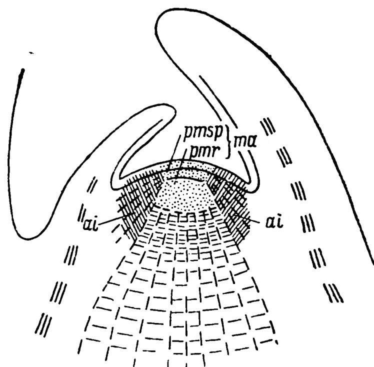


Рис. 10. Схема верхушки побега *Cheiranthus cheiri*, отражающая концепцию «меристемы ожидания».

ai — инициальное кольцо; *ma* — меристема ожидания; *pmr* — рецептакулярная промеристема, ниже — медуллярная меристема; *pmsp* — спорогенная промеристема. (По Buvat, 1952, из Gifford, 1954).

Факт малой активности собственно верхушки конуса нарастания при вегетативном развитии и активизации этой меристемы при заложении соцветий и цветков дал повод Бюва (1950—1953) и его последователям (Bersillon, 1951; Camefort, 1951, 1954; Lance, 1952; 1953; 1957; Poux, 1957; Phelouzat, 1957; Hadj-Moustapha, 1957, и др.), основываясь на теории «инициального кольца» Плантефоля, выдвинуть свою концепцию «меристемы ожидания». Эта концепция, утверждающая, что цветок формируется из особой меристемы, не связанной функционально с меристемой, формирующей вегетативные органы (рис. 10), оказывается в контакте с известной теорией Грегуара, также считающего цветочные меристемы морфологически автономными. Теория «меристемы ожидания» в последнее время вызвала большое количество возражений; главная сущность их сводится к тому, что клетки апикальной части конуса нарастания, несмотря на меньшую митотическую активность, все же делятся, и их производные попадают в нижележащие активные зоны, пополняя их; таким образом, имеется тесная функциональная связь между этими участками меристемы (Clowes, 1958, 1959; Popham, 1958, и др.). «Флоральная» меристема есть результат постепенной трансформации единого конуса нарастания, а не некий заранее заложенный автономный уча-

сток, не принимающий в течение вегетативной фазы никакого участия в гисто- и органогенезе. Серьезным возражением против «меристемы ожидания» являются и экспериментальные работы цитологов с культурами тканей, где отдельно культивируемая верхушка конуса нарастания (без «инициального кольца») способна восстановить это «инициальное кольцо» и начать формировать снова листовые примордии (Wetmore, 1954). Это подтверждает взгляд на конус нарастания, как на «самоопределяющийся и доминирующий центр развития» (Esau, 1960), контролирующий рост частей, из него происходящих, а не просто пластичную область, находящуюся под действием уже сформировавшихся органов и тканей.

Обстоятельная критика концепции «меристемы ожидания» дается в статье Н. В. Первухиной (1957) в связи с обсуждением проблемы происхождения цветка.

Наш обзор не претендует на полноту; здесь изложены главным образом результаты морфологического и анатомического изучения конусов нарастания побегов. В настоящее время это изучение ведется в основном в экспериментально-цитологическом и физиолого-биохимическом аспектах, но работы этих направлений составляют уже особую область, требующую специального обзора.

Литература

Алекперов С. А. (1939). Динамика формирования колоса в связи со стадийностью развития растений. — Бассарская М. А. (1940). Динамика формирования точки роста стебля растений в связи с прохождением стадий развития. Тез. докл. Совещ. по физиолог. раст. 28 I—15 II 1940 г. — Бекетов А. Н. (1858). О морфологических отношениях листовых частей между собой и со стеблем. — Василевская В. К. (1955). Особенности строения афилльных ксерофитов (*Haloxylon aphyllum* [Minkw.] Ilijin.). Изв. АН Туркм. ССР, 3. — Василевская В. К. и Е. А. Кондратьева-Мельвиль. (1958). О некоторых вопросах строения верхушки вегетативного побега. Пробл. бот., III. — Василевская В. К. и Е. А. Кондратьева-Мельвиль. (1961). К изучению вегетативной верхушки побега двудольных. В сб.: Морфогенез растений, II. — Еременко В. Г. (1940). О стадийном развитии пшениц. Тез. докл. Совещ. по физиолог. раст. — Заблуда Г. В. (1951). О фазах формирования генеративных органов у овса и ячменя. ДАН СССР, 76, 6. — Кондратьева Е. А. (1955). О строении верхушки вегетативного побега покрытосеменных. Вестн. ЛГУ, сер. биолог., геогр. и геолог., 1. — Кружилин А. С. (1962). О физиологической природе стадийного развития и зацветания растений. Бот. журн., 3. — Куперман Ф. М. (1950—1952). Биологические основы культуры пшеницы, I (1950), II (1952). — Куперман Ф. М., Ф. А. Дворянкин, З. П. Ростовцева, Е. И. Ржанова. (1955). Этапы формирования органов плодоношения злаков, I. — Олейникова Т. В. (1940). Условия прохождения растениями стадии яровизации. Тез. докл. Совещ. по физиолог. раст. — Первухина Н. В. (1957). Стробильная теория происхождения цветка и ее критика. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 4. — Ржанова Е. И. (1957). Биологические основы культуры многолетних злаков. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Серебрякова Т. И. (1959). О некоторых морфологических закономерностях побегообразования у овсяницы луговой. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 64,3. — Серебрякова Т. И. (1961). Некоторые закономерности формирования почек и побегов луговых злаков. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 66, 4. — Шмальгаузен И. И. (1870). О последовательности образования побегов в соцветии злаков. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., I, 1. — Яценко-Хмелевский А. А. (1961). Краткий курс анатомии растений. — Abbe E. (1954). The growth of the shoot apex in maize: Embryogeny. Amer. Journ. Bot., 41, 4. — Abbe E. a. B. O. Phinney. (1951). The growth of the shoot apex in maize: External features. Amer. Journ. Bot., 38, 9. — Abbe E., B.O. Phinney a. D. Baer. (1951). The growth of the shoot apex in maize: Internal features. Amer. Journ. Bot., 38, 9. — Abbe E., L. Randolph a. J. Einset. (1941). The developmental relationship between shoot apex and pattern of leaf blade in diploid maize. Amer. Journ. Bot., 28, 9. — Ball E. (1941). Development of the shoot apex and primary thickening meristem in *Phoenix* with comparison to *Washingtonia* and *Trachycarpus*. Amer. Journ. Bot., 28, 9. — Bary A. de (1884). Comparative anatomy of the vegetative organs of the phanerogams and ferns. — Bersillon G. (1951). Sur le point vegetatif de *Papaver somniferum* L.: structure at fonctionnement. Compt. Rend. Acad. Sci., 232. — Boke N. H. (1941). Zonation in the shoot apices of *Trichocereus spachianus* and *Opuntia cylindrica*. Amer. Journ. Bot., 28. — Boke N. H. (1947). Development of the adult shoot apex and floral initiation in *Vinca rosea* L. Amer. Journ. Bot., 34. — Boke N. H. (1951). Histogenesis of the vegetative shoot in *Echinocereus*. Amer. Journ. Bot., 38. — Bommer D. (1959). Ueber Zeitpunkt und Verlauf der Blutendifferenzierung bei perennirenden Gräsern. Zeitschr. f. Acker- u. Pflanzenbau, 109, 1. — Bonnett O. T. (1935). The development of Barley spike. Journ. Agric. Res., 51, 5. — Bonnett O. T. (1937). The development of the Oat panicle. Journ. Agr. Res., 54, 12. — Bonnett O. T. (1953). Developmental morphology of the vegetative and floral shoots of Maize. Univ. Illinois Agric. Expt. Station Bull., 568. — Buder J. (1915). Chimären und Pfropfmischlinge. Natur-

wiss., 3. — Buder J. (1928). Der Bau des phanerogamen Sprossvegetationspunktes und seine Bedeutung für die Chimärentheorie. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 46, 1. — Buvat R. (1950). a). Observations cytologiques sur l'evolution et le fonctionnement du point vegetatif de la giroflée (*Cheiranthus Cheiri* L., *Cruciferes*). Compt. Rend. Acad. Sci., 230. — Buvat R. (1950). б). Evolution cytologiques du point vegetatif de *Lupinus albus* (Papilionacees). Comp. Rend. Acad. Sci., 230. — Buvat R. (1951). a). La structure de l'apex de *Myosurus*, etablie d'apres son fonctionnement. Compt. Rend. Acad. Sci., 233. — Buvat R. (1951б). Evolution histologique de point vegetatif de *Myosurus minimus* L. Compt. Rend. Acad. Sci., 232. — Buvat R. (1951в). Transformation du point vegetatif de *Myosurus minimus* en meristeme floral. Compt. Rend. Acad. Sci., 232. — Buvat R. (1952). Structure, evolution et fonctionnement du meristeme apicale de quelques dicotyledones. Ann. Sci. Nat., Bot., XI Ser., 13, 2. — Buvat R. (1953). L'apex de *Triticum vulgare*; modalites de reprise des mitoses lors de la germination et du fonctionnement vegetatif. Compt. Rend. Acad. Sci., 236. — Buvat R. (1955). Le meristème apical de la tige. Annei Biolog., 31. — Camefort H. (1951). Structure de point vegetatif de *Ginkgo biloba* en periode d'activité (initiation foliaire) Compt. Rend. Acad. Sci., 233. — Camefort H. (1954). Presence et localisation de l'acide ribonucleique dans le point vegetatif de quelques Gymnospermes. Compt. Rend. Acad. Sci., 238. — Clowes F. A. L. (1958). Development of quiscent centres in root meristems. New Phytologist, 57, 1. — Clowes F. A. L. (1959). Adenine incorporation and cell division in shoot apices. New Phytol., 58, 1. — Dermen H. (1945). The mechanism of colchicine-induced cytohistological changes in cranberry. Amer. Journ. Bot., 32. — Dermen H. (1947). Periclinal cytochimeras and histogenesis in cranberry. Amer. Journ. Bot., 34. — Dermen H. (1951). Ontogeny of tissues in stem and leaf of cytochimeral apples. Amer. Journ. Bot., 38. — Dermen H. (1953). Periclinal cytochimeras and origin of tissues in stem and leaf of peach. Amer. Journ. Bot., 40. — Dermen H. a. H. F. Bain. (1944). A general cytological study of colchicine polyploidy in cranberry. Amer. Journ. Bot., 31. — Dingler H. (1886). Zum Scheitelwachstum der Gymnospermen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 4. — Dittmer H. J. a. R. D. Spensley. (1947). The developmental anatomy of *Descurainia pinnata*. Univ. New Mexico Pub. in Biolog., 3. — Engard C. J. (1944). Organogenesis in *Rubus*. Univ. Hawaii Res. Pub., 21. — Erickson R. O. a. F. J. Michelini. (1957). The plastochron index. Amer. Journ. Bot., 44, 4. — Esau K. (1953). Plant anatomy. — Esau K. (1960). Anatomy of seed plants. — Evans M. V. a. F. O. Grover. (1940). Developmental morphology of the growing point of the shoot and inflorescence in grasses. Journ. of Agric. Res., 61, 7. — Foster A. S. (1938). Structure and Growth of the shoot apex in *Ginkgo biloba*. Torrey Bot. Club Bull., 65. — Foster A. S. (1939). a). Structure and growth of the shoot apex of *Cycas revoluta*. Amer. Journ. Bot., 26. — Foster A. S. (1939). б). Problems of structure, growth and evolution in the shoot apex of seed plants. Bot. Rev., 5, 8. — Foster A. S. (1941). Comparative studies on the structure of the shoot apex in seed plants. Bull. Torrey Bot. Club, 68, 6. — Gifford E. M. (1954). The shoot apex in Angiosperms. Bot. Rev., 20, 8. — Gregoire V., (1938). La morphogenese et l'anatomie morphologique de l'appareil floral. La Cellule, 47. — Haberlandt G. (1880). Ueber Scheitelwachstum bei der Phanerogamen. Mitt. Naturw. Ver. Steuermark. — Hadj-Moustapha M. (1957). Point vegetatif et point inflorescentiel chez le *Cleome spinosa* Jacq. Compt. Rend. Acad. Sci., 245, 6. — Hanstein J. (1868). Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen. Festschr. Niederrhein. Ges. Natur- u. Heilkunde. — Helm J. (1937). Das Erstarkungswachstum der Palmen und einiger anderer Monokotylen, zugleich ein Beitrag zur Frage des Erstarkungswachtums der Monokotylen überhaupt. Planta, 26, 2. — Hofmeister W. (1851). Vergleichende Untersuchung der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung der höheren Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen. — Kasapligil B. (1951). Morphological and ontogenetic studies of *Umbellularia californica* Nutt. and *Laurus nobilis* L. Univ. Calif. Publ. Bot., 25. — Kliem F. (1936). Vegetationspunkt und Blattanlage bei *Avena sativa*. Beitr. Biolog. d. Pflanz., 24, 3. — Kny L. (1878). Scheitelwachstum von *Hippuris vulgaris* L. und *Elodea canadensis* (L.) C. Rich. Sitzber. d. Ges. naturforsch. Freunde zu Berlin. — Koch L. (1891). Ueber Bau und Wachstum der Sprossspitze der Phanerogamen. I. Die Gymnospermen. Jahrb. d. wiss. Bot., 22. — Lance A. (1952). Sur la structure et le fonctionnement du point vegetatif de *Vicia faba* L. Ann. Sci. Nat. Bot., XI, 13. — Lance A. (1953). Sur la variation nycthe merale de l'activité mitotique dans l'apex de *Vicia faba*. Compt. Rend. Acad. Sci., 236. — Lance A. et P. Rondet. (1957). Evolution du meristeme apical de *Beta vulgaris* L. de la germination à l'inflorescence. Compt. Rend. Acad. Sci., 245, 6. — Langdon D. M. (1927). Anatomy of seedling buds of *Quercus*. Bot. Gaz., 84. — Majumdar G. P. (1945). Some aspects of anatomy in modern research. Proc. of 32-nd Ind. Sci. Congr. Nagpur. Sect. V, Botany. — Michelini F. J. (1958). The plastochron index in developmental studies of *Xanthium italicum* Moretti. Amer. Journ. Bot., 45, 7. — Miller H. A. a. R. H. Wetmore. (1945—1946). Studies in the developmental anatomy of *Phlox Drummondii* Hook., I, II, III. Amer. Journ. Bot., 32—33. — Millington W. F. a. E. L. Fisk. (1956). Shoot development in *Xanthium pennsylvanicum*. I. The vegetative plant. Amer. Journ. Bot., 43. — Nägeli C. (1845). Wachstumsgeschichte der Laub- und Lebermoose. Zeitschr. f. wiss. Bot., 2. —

N a s t C. G. (1941). The embryogeny and seedling morphology of *Juglans regia*. Lilloa, 6. — P h e l o u z a t R. (1957). Le meristeme apical d'*Agrimonia eupatoria* L. dans l ontogenie de la pousse vegetative et de l'inflorescence. Compt. Rend. Acad. Sci., 245, 26. — P h i l i p s o n W. R. (1946). Studies in the development of the inflorescence. I. The capitulum of *Bellis perennis*. Ann. Bot., N. S., 10. — P h i l i p s o n W. R. (1947a). Studies in the development of the inflorescence. II. The capitula of *Succisa pratensis* and *Dipsacus fullonum*. III. The thyrse of *Valeriana officinalis*. Ann. Bot. N. S., 11. — P h i l i p s o n W. R. (1947б). Some observations of the apical meristems of leafy and flowering shoots. Journ. Linn. Soc. London, 53. — P h i l i p s o n W. R. (1948). Studies in the development of the inflorescence. IV. The capitula of *Hieracium borealis* and *Dahlia gracilis*. V. The raceme of *Lobelia Dortmanna* and other campanulaceous inflorescences. Ann. Bot., N. S., 12. — P h i l i p s o n W. R. (1949). Ontogeny of the shoot apex in Dicotyledons. Biolog. Rev. Cambridge Phil. Soc., III, 1. — P l a n t e f o l L. (1947a). Helices foliaires, point vegetatif et stele chez les Dicotyledones. La notion d'anneau initial. Rev. Gen. Bot., 54. — P l a n t e f o l L. (1947б). Fondements d'une theorie phyllotaxique nouvelle. Ann. Sci. Nat., Bot., Ser. XI, 7, 8. — P l a n t e f o l L. (1951). La phyllotaxie. Colloques internat. Morphogenese, 28. — P o p h a m R. (1951). Principal types of vegetative shoot apex organization in vascular plants. Ohio Journ. Sci., 51, 5. — P o p h a m R. A. (1958). Cytogenesis and zonation in the shoot apex of *Chrysanthemum morifolium* Bailey. Amer. Journ. Bot., 45. — P o p h a m R. A. a. A. P. C h a n. (1950). Zonation in the vegetative stem tip of *Chrysanthemum morifolium* Bailey. Amer. Journ. Bot., 37. — P o u x N. (1957). Comportement du meristeme apical d'un Blé d'hiver (*Triticum sativum*) seme au printemps. Compt. Rend. Acad. Sci., 245, 26. — P r i n g s h e i m N. (1869). Ueber die Bildungsvorgänge am Vegetationskegel von *Utricularia vulgaris*. Monatsber, Kön. Preuss. Akad. Wiss. — R a u h W. u. F. R a p p e r t. (1954). Ueber das Vorkommen und die Histogenese von Scheitelgruben bei kräutigen Dikotylen, mit besonderer Berücksichtigung der Ganz- und Halbrosettenpflanzen. Planta, 43, 3. — R a u h W. u. H. R e z n i k. (1951). Histogenetische Untersuchungen an Blüten- und Infloreszenzachsen. I. Die Histogenese becherförmiger Bluten- und Infloreszenzachsen. Sitzungsber. Heidelberg. Akad. Wiss. Math.-nat. Kl., 3. — R a u h W. u. H. R e z n i k. (1953). Histogenetische Untersuchungen an Blüten- und Infloreszenzachsen. II. Teil. Die Histogenese der Achsen köpfchenförmige Infloreszenzen. Beitr. Biolog. d. Pfl., 29. — R e e v e R. M. (1942). Structure and growth of the vegetative shoot apex of *Garrya elliptica* Dougl. Amer. Journ. Bot., 29. — R e e v e R. M. (1948). The tunica-corpus concept and development of shoot apices in certain Dicotyledons. Amer. Journ. Bot., 35, 1. — R ö s l e r P. (1928). Histologische Studien am Vegetationspunkt von *Triticum vulgare*. Planta, 5, 1. — R o u f f a A. S. a. J. E. G u n c k e l. (1951). Leaf initiation, origin and pattern of pith development in the *Rosaceae*. Amer. Journ. Bot., 38, 4. — S a c h s J. (1878). Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzenteilen. Arb. Bot. Inst. Würzburg, 2. — S a t i n a S. a. A. F. B l a k e s l e e. (1941). Periclinal chimeras in *Datura stramonium* in relation to development of leaf and flower. Amer. Journ. Bot., 28. — S a t i n a S., A. F. B l a k e s l e e a. A. G. A v e r y. (1940). Demonstration of the three germ layers in the shoot apex of *Datura* by means of induced polyploidy in periclinal chimeras. Amer. Journ. Bot., 27. — S a v e l k o u l R. M. H. (1957). Distribution of mitotic activity within the shoot apex of *Elodea densa*. Amer. Journ. Bot., 44. — S c h m i d t A. (1924). Histologische Studien an phanerogamen Vegetationspunkten. Bot. Archiv, 8. — S c h o u t e J. C. (1903). Die Stelär-Theorie. — S e n g h a s K.-H. (1956—1957). Histogenetische Studien an Sprossvegetationspunkten dicotyler Pflanzen. Beitr. Biolog. Pfl., 33, 1 (1956), 3 (1957). — S h a r m a n B. C. (1942). Developmental anatomy of the shoot of *Zea Mays*. Ann. Bot., N. S., 6, 22. — S h a r m a n B. C. (1945). Leaf and bud initiation in the *Gramineae*. Bot. Gaz., 106, 3. — S h a r m a n B. C. (1947). The biology and developmental morphology of the *Gramineae*. New Phytol., 46, 1. — S i f t o n H. (1944). Developmental morphology of vascular plants. New Phytolog., 43, 2. — S i n n o t t E. W. (1939). Growth and differentiation in living plant meristems. Proc. Nat. Acad. Sci. (U. S.), 25. — S i n n o t t E. W. (1960). Plant morphogenesis. — S t a n t M. (1952—1954). The shoot apex of some Monokotyledons. Ann. Bot., 16 (61); 18 (72). — S t r a s s b u r g e r E. (1872). Die Coniferen und die Gnetaceen. — S u s s e x J. M. (1955). Morphogenesis in *Solanum tuberosum* L.: Apical structure and developmental pattern of the juvenile shoot. Phytomorphology, 5. — T r o l l W. (1935—1939). Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. — T r o l l W. (1949). Morphologische und anatomische Studien der höheren Pflanzen. Sitzungsber. d. Heidelberg. Akad. Wiss. Math.-nat. Kl., 6. — T r o l l W. (1954). Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie, I. — T r o l l W. (1959). Allgemeine Botanik. — T r o l l W. u. W. R a u h. (1950). Das Erstarkungswachstum kräutiger Dikotylen mit besonderer Berücksichtigung der primären Verdickungsvorgänge. Sitzber. Heidelberg. Akad. Wiss. Math.-nat. Kl., I. — V a u g h a n J. G. (1952). Structure of the angiosperm apex. Nature, 169. — V a u g h a n J. G. (1953). Structure of the angiosperm inflorescence apex. Nature, 171. — W a r d l a w C. W. (1952). Phylogeny and morphogenesis. — W a r d l a w C. W. (1953). Comparative observations on the shoot apices of vascular plants. New Phytolog., 52, 3. — W e b e r H. (1938—1939). Gramineen-Studien. I. Ueber das Verhalten des Gramineen-Vegetationskegel beim Uebergang zur Infloreszenzbildung.

II. Ueber Entwicklungsgeschichte und Symmetrie einiger Gras-Infloreszenzen. Planta, 28 (2), 29 (3). — W e t m o r e R. H. (1954). The use «in vitro» cultures in the investigation of growth and differentiation in vascular plants. Brookhaven Symposia of Biolog., 6. — W o l f f K. F. (1759). Theoria generationis. — Z i m m e r m a n n W. A. (1928). Histologische Studien am Vegetationspunkt von *Hypericum uralum*. Jahrb. f. wiss. Bot., 68.

Москва.

(Получено 21 V 1962).

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

В. Л. Витковский

СТРОЕНИЕ И ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ПОЧЕК СЕЯНЦЕВ И САЖЕНЦЕВ *GROSSULARIA* MILL.

С 7 рисунками

Одним из важных вопросов биологии крыжовника (*Grossularia* Mill.) является изучение строения и жизненного цикла его вегетативных и генеративно-вегетативных почек в зависимости от возраста растений. Этот вопрос по существу до сих пор не получил должного освещения на страницах нашей и зарубежной печати. В связи с этим нами в 1952—1954 гг. на Павловской опытной станции Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства (под Ленинградом) были проведены соответствующие исследования, результаты которых частично изложены в настоящей статье.

Известно, что индивидуальная жизнь каждого нового растительного организма начинается с семени. Жизнь сеянцев крыжовника не отражена в литературе. Поэтому свои исследования мы начали с изучения строения и жизненного цикла почек сеянцев с момента появления всходов и до начала плодоношения. В качестве объектов исследования были использованы сеянцы, которые выросли из семян, полученных от свободного опыления растений сортов 'Хаутон', 'Мысовский 37', 'Мичуринец', 'Негус', 'Английский желтый', 'Английский зеленый', 'Финик зеленый', 'Авенариус' и видов *G. reclinata* var. *vulgare* (Spack) Jancz. и *G. divaricata* (Dougl.) Cov. a. Britt.

Сеянцы в первый год вегетации (1953 г.). После того как семядоли проростка крыжовника поднимутся над землей (третья декада апреля в условиях Ленинградской обл.), начинается интенсивный рост заключенной между ними почечки, постепенно развивающейся в побег. Продолжительность роста таких побегов равна 140—150 дням (до середины сентября). За период вегетации сеянцы сортов 'Английского желтого', 'Английского зеленого', 'Авенариуса', 'Финика зеленого' и вида *G. reclinata* v. *vulgare* (первая группа сеянцев) достигли высоты 30—38 см, а сеянцы сортов 'Хаутон', 'Мысовский 37', 'Мичуринец', 'Негус' и вида *G. divaricata* (вторая группа сеянцев) 40—50 см. Интенсивность процессов роста у сеянцев сортов обеих групп была различной. Однако в характере роста их побегов наблюдались общие закономерности: в первую половину вегетации в связи с восстановлением корневой системы после пикировки ежедекадный прирост побегов был незначительным (2—3 см), во вторую — он достиг своего максимума (7—9 см в середине августа), после чего наблюдалось постепенное затухание процессов роста. Причем, у сеянцев сортов первой группы ростовые процессы закончились на 7—10 дней раньше, чем у второй. Кроме того, максимальный прирост у первых был на 2—3 см меньше, чем у вторых (соответственно, 6—7.5 см и 7—9 см).

Начиная от появления всходов, по мере роста побега сеянца, меристематическая ткань конуса нарастания его терминальной почки, делясь, образует примордиальные листья, а в их пазухах закладываются бугорки — примордиально-пазушные конусы нарастания, из клеток которых постепенно формируются пазушные почки. За период вегетации у сеянцев сортов первой группы на центральном побеге закладывается до 30—35 почек, а у сеянцев сортов второй группы — до 40—45 почек. Кроме того, у сеянцев сортов обеих групп на корневой шейке скученно развивается от 3 до 6 почек.

В первой половине вегетации у некоторых сеянцев (примерно у каждого третьего) из нижних 3—8 почек стебля вырастают боковые побеги, которые к концу вегетации достигают 10—20 см длины. На каждом из них закладывается от 8 до 15 и более почек. В среднем на таком разветвившемся сеянце в течение первого года вегетации формируется до 100 и более почек.

В течение вегетационного периода нами трижды (6 VII, 29 VIII и 23 X) были просмотрены под микроскопом (при увеличении до) срезы пазушных почек сортов 'Авенариус', 'Английский желтый' и 'Хаутон'. Как в период роста сеянцев (6 VII, 29 VIII), так и после его окончания (23 X) все просмотренные почки (около 200) оказались вегетативными. Они имели гладкие, полусферической формы, конусы нарастания и в различные сроки наблюдений отличались друг от друга лишь числом образовавшихся примордиальных листьев: 6 июля их было 6—8, 29 августа — 9—12 и 23 октября — 14—16. К осени часть наружных кроющих листьев превратилась в плотные кроющие

чешуи коричневой окраски. Внутри почки примордиальные листья остались светло-зелеными.

В некоторых почках, чаще на прикорневой шейке и реже на главном стебле, в пазухах нижних кроющих чешуй встречаются так называемые дочерние почки (рис. 1). Они также имеют гладкие, полусферические конусы нарастания и по 3—4 примордиальных листочка. В просмотренных нами пазушных почках было обнаружено лишь по одной дочерней почке.

В конце первого года вегетации (23 X) у ряда сеянцев сорта 'Авенариус' были исследованы почти все почки на побегах. Строение и степень развития этих почек представлены на рис. 2 (круги с изображением центральных частей почек). Как уже отмечалось, все они оказались вегетативными.

Сеянец во второй год вегетации (1954 г.). Раздражение почечных чешуй у почек однолетних сеянцев крыжовника в условиях Ленинградской области наступает в конце апреля. В середине мая начинается рост прикорневых побегов из самых нижних почек, а в третьей декаде мая — рост годичных побегов из терминальных почек. Сеянцы сортов 'Хаутон', 'Мысовский 37', 'Мичуринец', 'Негус' и вида *G. divaricata* по времени наступления отдельных фаз вегетации опережают сеянцы сортов 'Авенариус', 'Английский желтый', 'Английский зеленый', 'Финик зеленый' и вида *G. reclinata* v. *vulgare* на 2—5 дней. Ростовые процессы у сеянцев сортов, происходящих от американских видов, выражены значительно сильнее, так как они не подвержены заболеванию сферотекой (*Sphaerotheca mors uvae* B. et C.). Например, у сеянцев сорта 'Мысовский 37' средняя длина годичных побегов продолжения составила 23 см, в то время как у сеянцев сорта 'Авенариус' — лишь 14 см. Продолжительность периода роста этих побегов у сеянцев указанных сортов соответственно была равна 90 и 80 дням, а прикорневых побегов — 105 и 100 дням. Длина прикорневых побегов у обеих групп сеянцев была примерно одинаковой (в среднем 35—40 см, редко до 50—60 см). У побегов сеянцев этих сортов наблюдается интенсивный рост в течение первой трети периода роста и постепенный, затухающий рост в течение последующих двух третей этого периода.

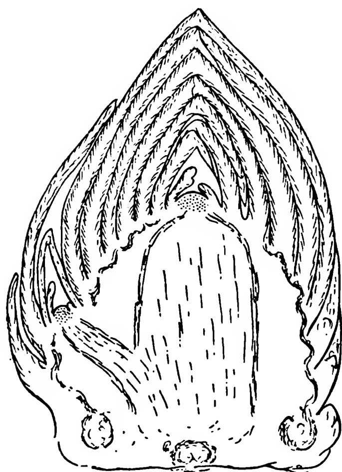


Рис. 1. Вегетативная почка с дочерней почкой (*слева*).

Общие особенности роста и развития сеянцев сортов обеих групп во второй год вегетации таковы: у каждого из них, из терминальных и пазушных почек, развивается до 15—20 годичных побегов, а из почек, расположенных на корневой шейке, — по 1—2, реже 3 прикорневых побега.

В среднем на годичных побегах у сеянцев сортов 'Английский желтый', 'Английский зеленый', 'Авенариус', 'Финик зеленый' и у вида *G. reclinata* v. *vulgare* закладывается от 12 до 20 почек, а на прикорневых побегах — от 30 до 40 почек; у сеянцев второй группы сортов на годичных побегах — от 20 до 35 и даже до 45 почек и на прикорневых — от 25 до 50 почек (наибольшее количество их наблюдалось у сеянцев сорта 'Негус', отличающегося сильнорослостью).

Было установлено, что за 2 года вегетации на каждом сеянце сортов первой группы закладывается до 300—350 почек, а во второй группе — даже до 450 почек. Это наглядно показывает, какой громадной потенциальной возможностью обладают сеянцы крыжовника к концу второго года вегетации.

Каково же строение этих почек? 25 сентября мы просмотрели под микроскопом (при увеличении 90) продольные срезы 128 почек двухлетнего сеянца сорта 'Авенариус'. Результат этого просмотра представлены на рис. 3.

Исследования показали, что у всех почек двухлетней древесины конусы нарастания были гладкими (полусферическими), т. е. почки остались вегетативными. Строение их такое же, как и у почек описанных выше однолетних сеянцев. Однако за счет роста центральных конусов нарастания и образования новых примордиальных листьев несколько удлинились основания почек, и последние в конце второго года вегетации имели форму, близкую к форме однолетних плодушек взрослого куста.

Почки, заложившиеся на однолетних боковых побегах, выросших в нижних и средних частях двухлетних побегов, также имели гладкие конусы нарастания, т. е. являлись вегетативными. Почки, заложившиеся на однолетних боковых побегах, выросших в верхних частях двухлетних побегов, имели конусы нарастания, дифференцировавшиеся в зачатки бутонов, т. е. оказались генеративно-вегетативными. Причем, степень развития бутонов в почках уменьшается от основания побегов к их верхушкам.

Каждая генеративно-вегетативная почка в результате деления клеток конуса нарастания образует за вегетационный период до 18—20 примордиальных листочков, большая часть которых (до 15—18) превращается в кроющие чешуйки разной степени

развития и плотности. Внутренние (3—4) примордиальные листочки не превращаются в кроющие чешуйки. Фазы дифференциации конуса нарастания в зачатки бутонов в генеративно-вегетативных почках описаны нами ранее (Витковский, 1958а). Что же касается почек, заложившихся на годичных побегах продолжения, то в большинстве случаев конусы нарастания у них оказались гладкими, а сами почки, следовательно, были вегетативными. Если же у побегов продолжения из-за повреждения сферотекой наблюдался вторичный рост, то в заложившихся на них почках конусы нарастания часто дифференцировались в зачатки бутонов, т. е. почки оказывались генеративно-вегетативными (см. побег продолжения на рис. 3).

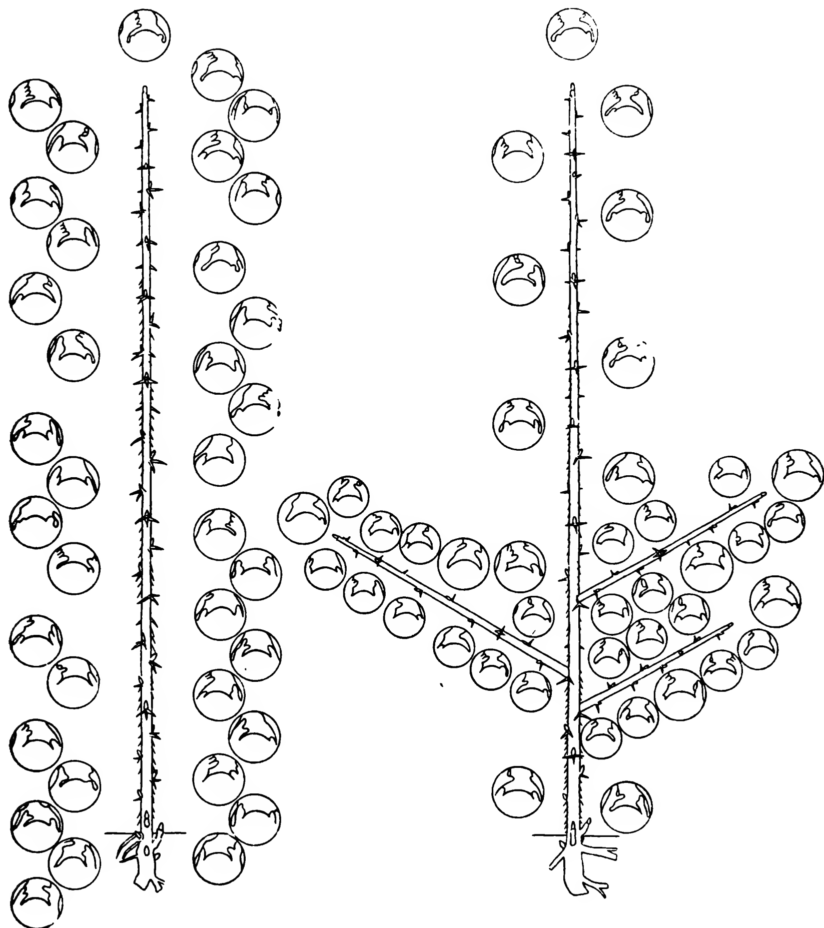


Рис. 2. Схема строения и степени развития почек у однолетнего сеянца сорта 'Авенариус'.

На прикорневых побегах у всех заложившихся почек конусы нарастания были гладкими, а значит, сами почки — вегетативными (3—4 самые нижние, спящие почки).

Итак, сеянцы сортов крыжовника в течение второго года вегетации, так же как и в первый год, имеют тенденцию роста. Лишь у некоторой части почек, заложившихся на годичных побегах в верхних частях двухлетних побегов к осени второго года вегетации наблюдается дифференциация конусов нарастания в зачатки бутонов; следовательно, происходит превращение вегетативных почек в генеративно-вегетативные. Таким образом, к концу второго года вегетации у сеянцев крыжовника начинает проявляться тенденция плодоношения, т. е. сеянцы вступают в пору роста и плодоношения (Шитт, 1958).

В связи с изложенным мы считаем, что в селекционной практике рассаживать сеянцы крыжовника целесообразнее осенью первого, а не второго года вегетации; это будет способствовать при хорошей агротехнике вступлению растений в период плодоношения по крайней мере на 1 год раньше.

С а ж е н е ц в п е р в ы й г о д в е г е т а ц и и (1953 г.). Известно, что наиболее быстрым способом получения большого количества посадочного материала является вегетативное размножение, при котором в отличие от размножения семенами сохра-

няются ценные качества размножаемых сортов. За последние годы на смену старым способам размножения крыжовника делением куста и отводками пришел новый, прогрессивный способ размножения частично одревесневшими («зелеными») летними черенками (побегами текущего года). Поскольку техника этого способа вегетативного размножения крыжовника освещена в специальной литературе, мы останавливаться на ней не будем. Отметим лишь, что 28 июля 1952 г. нами было посажено на укоренение по 15 черенков следующих сортов крыжовника: 'Авенариус', 'Английский зеле-

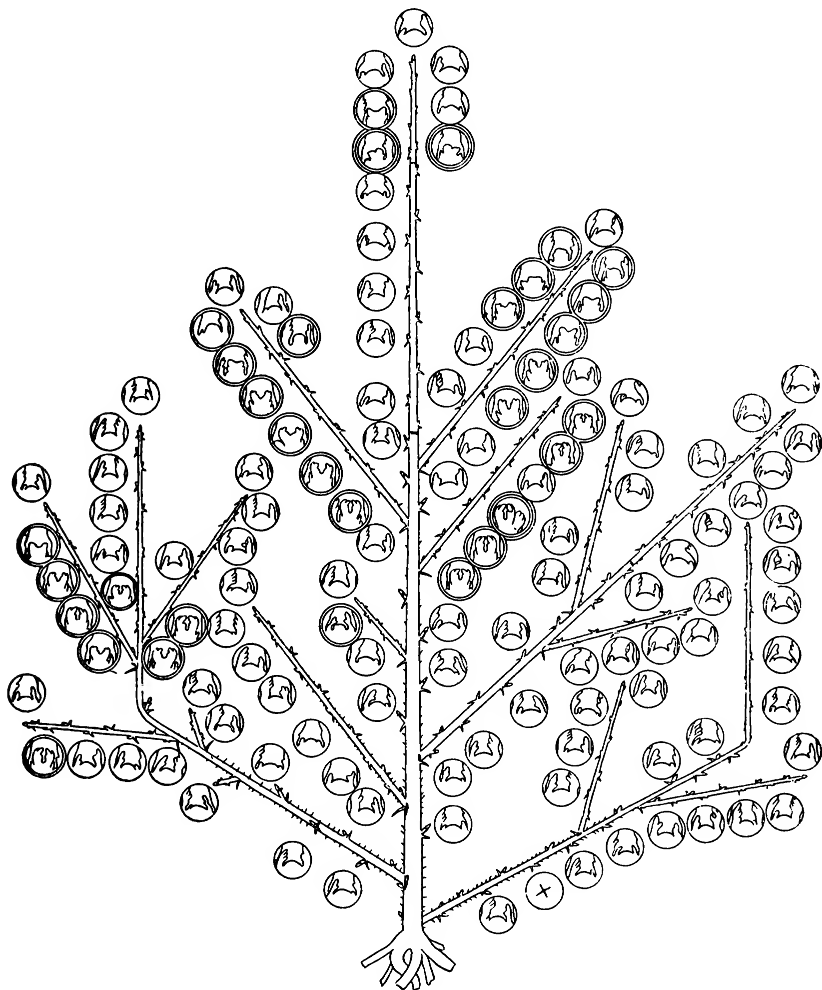


Рис. 3. Схема строения и степени развития почек у двухлетнего сеянца сорта 'Авенариус'.

ный', 'Венера', 'Финик зеленый' и 'Мысовский 37'. Процент укоренения в зависимости от сорта колебался от 86 до 100. Роста побегов из почек осенью не было. Корневая система была хорошо развитой. В конце апреля следующего года укоренившиеся черенки были пересажены в грунт. К середине мая у них развернулись листья и вскоре начался рост терминальных побегов, который закончился в первой декаде сентября. Период роста составил 100—105 дней (с 20—24 V по 6—10 IX). Длина выросших побегов в среднем была равна 30—55 см. Наиболее интенсивный рост наблюдался в течение первой половины их вегетации. Когда ежедекадный прирост терминальных побегов, достигнув своего максимума (в середине июля), начал уменьшаться, из 1—2 пазушных почек у большинства саженцев всех сортов начался рост боковых побегов. Через 7—10 дней после этого стали расти из подземных почек — боковых почек бывшего «зеленого» черенка — 1—3 прикорневых побега (рис. 4). По мере затухания роста терминальных побегов усиливался рост боковых и прикорневых побегов, которые ко времени окончания роста (к 20 IX) достигли 25—40 см длины.

В среднем на однолетнем саженце формируется 120—150 почек. Нами в декабре 1953 г. было просмотрено под микроскопом (при увеличении 90) 77 (из 110) почек с побегов однолетнего саженца сорта 'Авенариус'. При этом оказалось, что в 58 из них

конусы нарастания были дифференцированы в зачатки бутонов (рис. 5). Только все почки у прикорневого побега, а также терминальные и единичные пазушные почки у боковых побегов оказались вегетативными. В некоторых же (16) генеративно-вегетативных почках было заложено по 2 зачатка бутонов.

Это явление было подтверждено весной 1954 г. во время цветения. Примерно у 1/3 всех однолетних саженцев наблюдалось обильное цветение, у 1/3 — слабое и у 1/3 — оно отсутствовало. В последнем случае, как правило, были слаборослые кустики.

Следовательно, при хорошем уходе, особенно с применением искусственных воздействий (например, прищипки растущих побегов в конце июня—начале июля) можно в течение 1 года получить хороший посадочный материал, способный плодоносить на второй год своей вегетации.

Саженец во второй год вегетации (1954 г.). Первые фазы вегетации черенковых растений по срокам прохождения и по внешним морфологическим признакам были близки к таковым у сеянцев соответствующего возраста. Поэтому во избежание повторения на характеристике этого периода вегетации саженцев мы останавливаться не будем.

У побегов продолжения интенсивный рост наблюдался в течение первых 20—25 дней (конец мая — середина июня). Затем наступил период затухающего роста, который длился до середины—конца августа. Период роста побегов продолжения у сорта 'Авенариус' (из-за некоторого повреждения их верхушек сферотекой и вторичного роста) был равен примерно 70 дням, а у сорта 'Мысовский' — 37—90 дням.

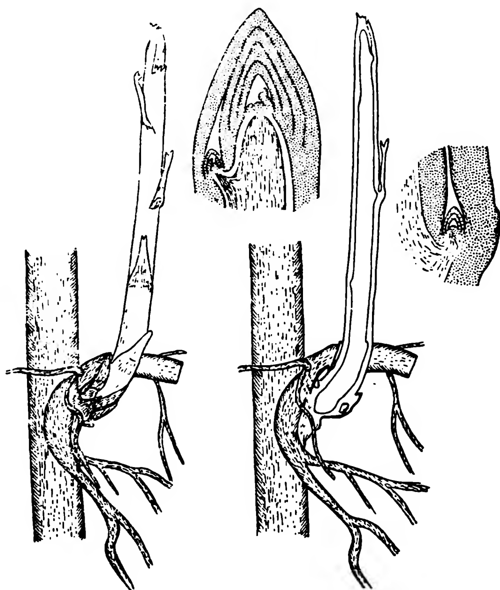


Рис. 4. Образование прикорневых побегов и строение почек у однолетнего саженца.

В характере роста прикорневых побегов было много общего с побегами продолжения, но интенсивность его оказалась значительно выше (период интенсивного роста 30—40 дней, с максимальными приростами за декаду в 17—19 см). Продолжительность периода роста прикорневых побегов у сорта 'Авенариус' (по тем же причнам) была равна 90 дням, а у сорта 'Мысовский 37'—120 дням.

Следовательно, побеги продолжения и прикорневые побеги саженцев во второй год вегетации имеют общую особенность; в течении первых 3—4 декад всего периода роста наблюдается их усиленный рост, причем максимальный прирост приходится на последнюю декаду. В течение последующих 5—7 декад происходит затухающий рост побегов. Кривые приростов по существу имеют одновершинный характер, со смещением вершин влево, в первую треть всего периода роста.

На двухлетних растениях сорта 'Авенариус' в среднем закладывается 250—300 почек, а у сорта 'Мысовский 37' — даже до 400. Нами было просмотрено (27 IX 1954) 119 почек растения сорта 'Авенариус' (рис. 6), из них 67 оказались генеративно-вегетативными. Расположены они были в основном в верхней и средней частях куста. В пределах побегов в их средних частях формирующиеся бутоны наиболее развиты, в верхних — наименее. Иногда встречается по два зачатка бутонов, один из которых развит сильнее. Вегетативные почки в основном закладываются на нижних побегах и редко встречаются среди генеративно-вегетативных почек. В тех случаях, когда у побегов возникал вторичный рост из-за повреждения терминальных почек сферотекой, ниже расположенные почки иногда оставались вегетативными (на рис. 6 третий побег снизу).

Нами был изучен процесс формирования почек плодушек, развивающихся на двухлетней древесине.

Исследование строения генеративно-вегетативных почек показало, что кроме центрального конуса нарастания, в пазухе каждого примордиального листочка формируется примордиально-пазушный конус нарастания (Витковский, 1958б). Центральный конус нарастания в летне-осенний период дифференцируется в элементы цветков. Примордиально-пазушные же конусы нарастания в год своего формирования не дифференцируются в цветки. До весны следующего года они по существу не изменяют своей формы, а лишь незначительно увеличиваются в размере. Весной из такого конуса нарастания может начать расти либо побег замещения, либо начинает формироваться почка плодушки (рис. 7). На поперечном (*А*) и продольном (*Б*) срезах через «материнскую» почку показана степень развития цветка крыжовника в апреле с сфор-

мировавшимися в его основании примордиально-пазушными конусами нарастания (*ппк*). В конце апреля—начале мая эти конусы нарастания начинают расти; их рост в зависимости от условий среды может быть замедленным или ускоренным. В зависимости от интенсивности этого роста из каждого примордиально-пазушного конуса нарастания в течение мая—июля формируется либо почка плодушки (*В*), либо побег замещения (*Г*) с несколькими пазушными почками. Так как каждая генеративно-ве-

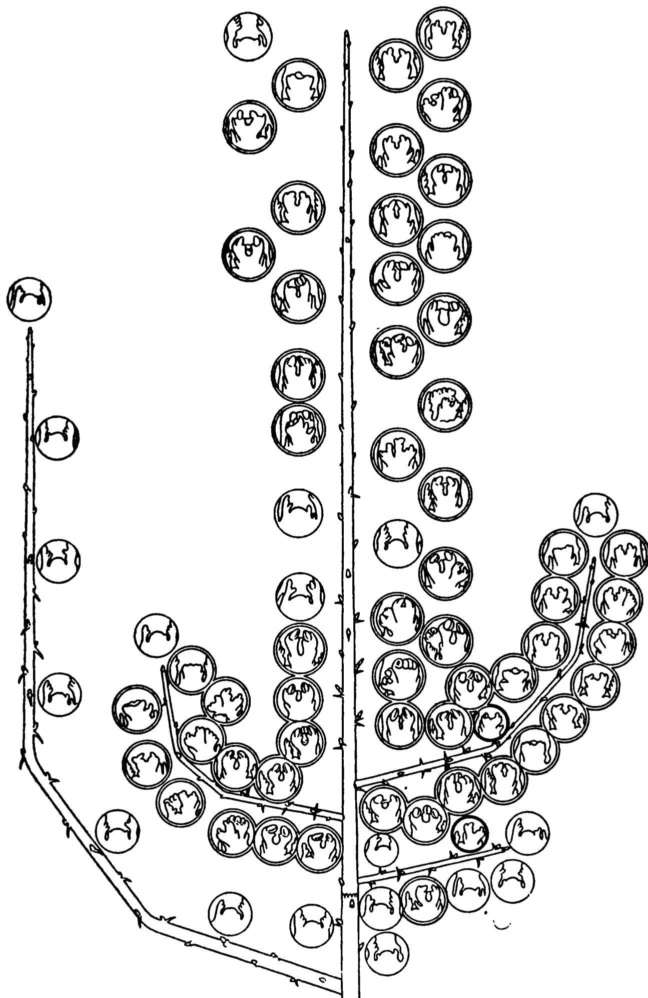


Рис. 5. Схема строения и степени развития почек у однолетнего саженца сорта 'Авенариус'.

гетативная («материнская») почка имеет 3—4 примордиальных листочка, в пазухах которых сформировано по одному конусу нарастания, то весной из одной такой почки может вырасти (в разных сочетаниях) от 1 до 4 побегов замещения или почек («дочерних») плодушки. Большое влияние на количество развивающихся побегов замещения или почек плодушки оказывают: общее состояние растения, условия внешней среды и комплекс применяемой агротехники. Чем более благоприятно сочетание этих условий, тем больше формируется побегов замещения или почек плодушки.

К концу второго года вегетации укорененные черенки окончательно формируются в кусты с 5—8 боковыми ветвями и с 2—3 прикорневыми побегами. У таких кустов большинство вегетативных почек к осени развивается в генеративно-вегетативные. Как показали исследования, дифференциация центральных конусов нарастания в элементы цветков у сортов европейской группы начинается в середине августа, а у сортов американской группы — в конце августа—начале сентября.

Таким образом, на втором году вегетации растения находятся в периоде роста и плодоношения. Пересаживать осенью такие двухлетние растения не вполне целесообразно, так как это неминуемо отразится на последующем развитии частей бутонов, а следовательно, и на урожайности. Посадочный материал можно и нужно выращивать в течение одного вегетационного периода (не считая года укоренения). Пересаженные

Рис. 6. Схема строения и степени развития почек у двухлетнего саженца сорта 'Авенариус'.

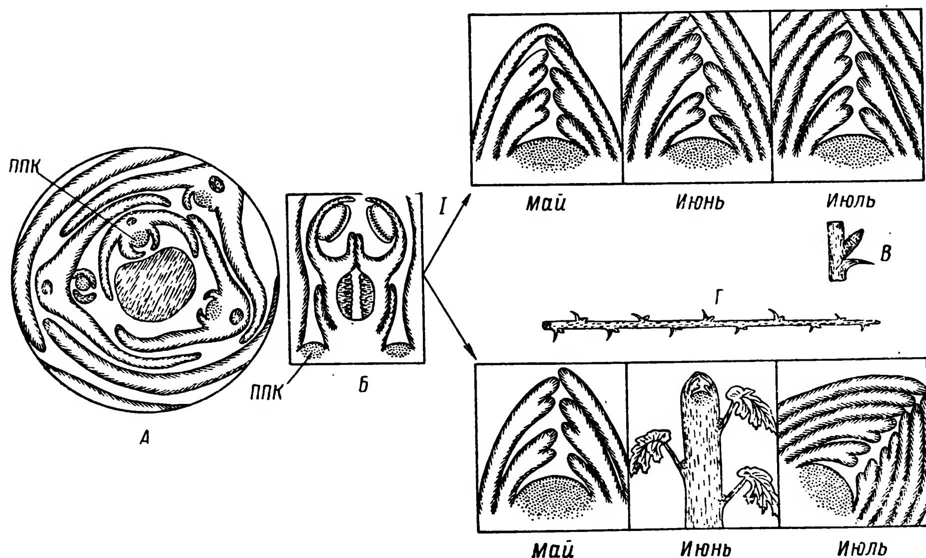


Рис. 7. Схема формирования «дочерних» почек плодушки и побега замещения из примордиально-пазушных конусов нарастания «материнской» почки крыжовника.

А — поперечный срез через «материнскую» почку; *Б* — продольный срез через «материнскую» почку; *В* — плодушка с одной почкой; *Г* — побег замещения с несколькими почками; *ппк* — примордиально-пазушный конус нарастания; *I* — формирование почки плодушки; *внизу* — формирование побега замещения с почками.

на постоянное место осенью в однолетнем возрасте, саженцы из укорененных черенков на следующий год при хорошем уходе хорошо разовьются и в какой-то степени заложат генеративно-вегетативные почки. Весной следующего года такие растения будут цвести, а затем и плодоносить, что при хорошем уходе за ними не скажется отрицательно на их росте и развитии.

Следовательно, знание строения и цикла, роста и развития почек сеянцев и саженцев крыжовника разного возраста в сочетании с передовыми приемами агротехники даст возможность получать урожай этой ценной ягодной культуры уже в раннем возрасте растений без ущерба для них.

Литература

Витковский В. Л. (1958а). Развитие элементов цветка у *Grossularia* Mill. Бот. журн., 2. — Витковский В. Л. (1958б). Пути возникновения фасциаций у плодово-ягодных растений. ДАН СССР, 119, 4. — Шитт П. Г. (1958). Учение о росте и развитии плодовых и ягодных растений.

Всесоюзный институт
растениеводства,
Ленинград.

(Получено 12 VI 1961).

С. В. Кушниренко и Р. С. Морозова

ВЛИЯНИЕ НИЗКИХ ПОЛОЖИТЕЛЬНЫХ ТЕМПЕРАТУР НА СТРУКТУРУ ПЛАСТИД ЗАКАЛЕННЫХ К ХОЛОДУ ОГУРЦОВ

С 2 рисунками

Охлаждение набухших и наклюнувшихся семян может вызвать закаливание — повышение холодостойкости выращенных из них растений. Для сравнительного изучения действия пониженных температур на теплолюбивые растения одного вида и сорта, но различные по холодостойкости, интересным объектом являются закаленные к холоду и незакаленные (контрольные) растения. Теплолюбивые растения при пониженной температуре, или непосредственно после пребывания на холоде, не способны фотосинтезировать или способность эта слаба и восстанавливается у них гораздо медленнее, чем у холодостойких видов (Ewart, 1896; Жолкевич, 1955; Незговоров, 1956). При изучении томатов и кукурузы было обнаружено, что закаленные к холоду растения отличались от незакаленных более высокой интенсивностью фотосинтеза (Кушниренко, 1958). Особенно резкие различия в дневном ходе фотосинтеза закаленных и незакаленных томатов были обнаружены после холодных ночей, в Северном Зауралье. Тогда же было высказано предположение, что обнаруженная у закаленных растений меньшая чувствительность процесса фотосинтеза к холоду связана с особенностями их хлоропластов (Генкель и Кушниренко, 1959). Поэтому для изучения особенностей фотосинтетического аппарата растений, различающихся по интенсивности фотосинтеза при неблагоприятных температурных условиях, представляют интерес опыты с теплолюбивыми растениями при повреждающих низких температурах. Для изучения действия холода на состояние хлоропластов теплолюбивых растений в 1959 г. были заложены опыты с огурцами сорта 'Нежинский', закаленными перед посевом переменными температурами. Для закаливания семена огурцов намачивали 12 часов в воде, затем, на протяжении 4 суток, влажные, набухшие семена подвергали воздействию прерывистого охлаждения. 18 часов в сутки их промораживали в холодильнике при —3°. Затем следующие 6 дневных часов их выдерживали при +22°. Чтобы все семена перед посевом наклюнулись, после окончания воздействия пониженными температурами их выдерживали в тепле еще в течение 1 суток. Контролем к закаленным служили растения, выращенные из семян, наклюнувшихся к моменту посева в такой же степени, что и закаленные. Все семена были высеяны одновременно в вазоны с гравием. Эти вазоны на 4/5 погружались в стеклянные вегетационные сосуды с питательным раствором. Постановка гравийной культуры в нашем опыте подобна описанной в работе П. А. Генкеля и И. В. Цветковой (1960). Охлаждение растений было начато, когда растения зацвели. Несколько сосудов с закаленными растениями и столько же с незакаленными были помещены в климатизированную камеру Станции искусственного климата Института физиологии растений АН СССР, где подвергались дневному охлаждению. Днем температура колебалась от 10° до 12°, ночью — от 6° до 7°, падая на несколько часов до 3°. Вторая группа растений этих же вариантов была выдержана для контроля в другой климатизированной камере при 25°. Охлаждение вызвало завядание и подсыхание краев листьев. Растения всех вариантов опыта находились при одинаковом люминесцентном освещении и влажности воздуха.

Схема опыта

1. Закаленные 2. Незакаленные	Без охлаждения	3. Закаленные 4. Незакаленные	При охлаждении

На этих растениях было проведено электронномикроскопическое изучение действия холода на хлоропласты, а также определено количество и состояние хлорофилла в листьях.

В электронном микроскопе просматривались препараты изолированных хлоропластов, фиксированных 1%-м OsO_4 в сахарозно-буферном растворе (ацетат-вероналовый буфер 0.028 М, pH=7.4; сахароза 0.4 М (Palade, 1952; Морозова, 1957). Наблюдения велись на электронном микроскопе УЭМ-100 при ускоряющем напряжении V=60 кв и при увеличении 12 000. Дальнейшее увеличение изображений хлоропластов достигалось фотографическим путем.

Определение общего содержания хлорофилла в листьях огурцов и прочности связи хлорофилла с белково-липоидным комплексом проводилось по методу Т. Н. Годнева (см. Белозерский и Проскуряков, 1951). Извлечение из свежего материала производилось из навески в 100 мг. С этой целью кусочки листьев тонко измельчались в фарфоровой ступке с кварцевым песком и мелом. Для экстракции употреблялась отсасывательная воронка диаметром 2.5—3 см со стеклянным пористым фильтром № 3. Отсасывание производилось при помощи водоструйного насоса. Растертый материал заливался небольшим количеством (одинаковым для всех вариантов данного опыта) 60%-го этилового спирта. Через 15 минут экстракт сливали в воронку и быстро отсасывали водоструйным насосом в градуированную пробирку. Затем, из остатка, пигмент экстрагировался 96%-м спиртом до полного его извлечения. Определение суммарного содержания хлорофилла *a* и *b* производилось на электрофотоколориметре (ФЭК-М). Для составления калибровочной кривой содержание хлорофилла в исходном растворе было определено на спектрофотометре Бекмана СФ-4. Общее содержание хлорофилла в листе вычислялось суммированием количеств хлорофилла, извлеченного 60 и 98%-ми растворами спирта. Количество хлорофилла, прочно связанного белковым компонентом, рассчитывалось по разнице между общим количеством извлеченного хлорофилла и количеством его, извлеченным за 15 минут 60%-м спиртом.

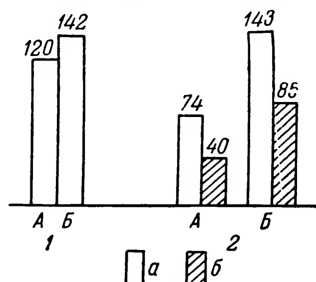


Рис. 1. Содержание хлорофилла в листьях проростков огурцов сорта 'Нежинский' (в мг на 100 г сырого веса).

1 — без охлаждения; *2* — при охлаждении (двое суток при 6—8°); *А* — незакаленные; *Б* — закаленные растения; *а* — общее содержание хлорофилла, *б* — содержание хлорофилла прочно связанного с белково-липоидным комплексом.

Прежде всего содержание хлорофилла было определено в листьях первого яруса семидневных проростков, охлаждавшихся двое суток при температуре 6—8°, а также в листьях растений, не подвергавшихся охлаждению. При этом оказалось, что в листьях закаленных огурцов содержание хлорофилла было выше, чем в листьях незакаленных растений как при охлаждении, так и без охлаждения. Охлаждение не повлияло на содержание хлорофилла в закаленных растениях и сильно снизило его у незакаленных растений. При сравнительном определении содержания хлорофилла, прочно связанного с белково-липоидным комплексом, было обнаружено, что при охлаждении у закаленных растений оно значительно выше, чем у незакаленных как по абсолютной величине, так и по отношению к общему его содержанию (рис. 1).

Второе определение на растениях 2-недельного возраста показало, что при охлаждении до 6—8° в течение 5 суток закаленные растения также обладали относительно более высоким содержанием прочно связанного хлорофилла (82% от общего содержания), чем незакаленные (соответственно 78%).

Третье определение содержания хлорофилла было проведено на взрослых растениях в начале фазы цветения, т. е. на растениях, с которых были взяты пробы для электронномикроскопических исследований. При этом в растениях, не подвергавшихся охлаждению, общее содержание хлорофилла в обоих вариантах опыта было одинаковым, содержание же прочно связанного хлорофилла было выше у закаленных растений. Трехдневное общее охлаждение при температуре, колебавшейся от 10—12° (днем) до 3° ночью, вызвало повышение общего содержания хлорофилла, одинаковое у закаленных и незакаленных растений. Но у закаленных растений после охлаждения содержание прочно связанного хлорофилла было выше, чем у незакаленных

В настоящее время хлорофилл, т. е. порфириновое кольцо с фитолом, рассматривают как простетическую группу сложного фотоэнзима, включающего белково-липоидный компонент. Характер соединения хлорофилла с белково-липоидным компонентом до сих пор является предметом споров. Связь хлорофилла с колоидным комплексом очень лабильна и легко разрушается органическими растворителями. По-видимому, действие их сводится к денатурации белка, при этом нарушается связь белка и пигмента (Осипова, 1953). От скорости свертывания белка зависит легкость извлечения хлорофилла; чтобы можно было учесть эти различия в скорости, пользуются разведен-

ными растворителями. По количеству хлорофилла, извлеченного разведенным органическим растворителем (спиртом, ацетоном, петролейным эфиром), можно судить о прочности его связи с белково-липоидным комплексом. О. П. Осипова объясняет разницу в извлекаемости хлорофилла у разных объектов различиями физико-химических свойств белкового компонента хлорофилл-белкового комплекса или изменением форм связи белкового компонента с хлорофиллом.

Полученные нами данные позволяют сделать вывод о различии в состоянии хлорофилла в листьях огурцов незакаленных и закаленных к холоду. У закаленных

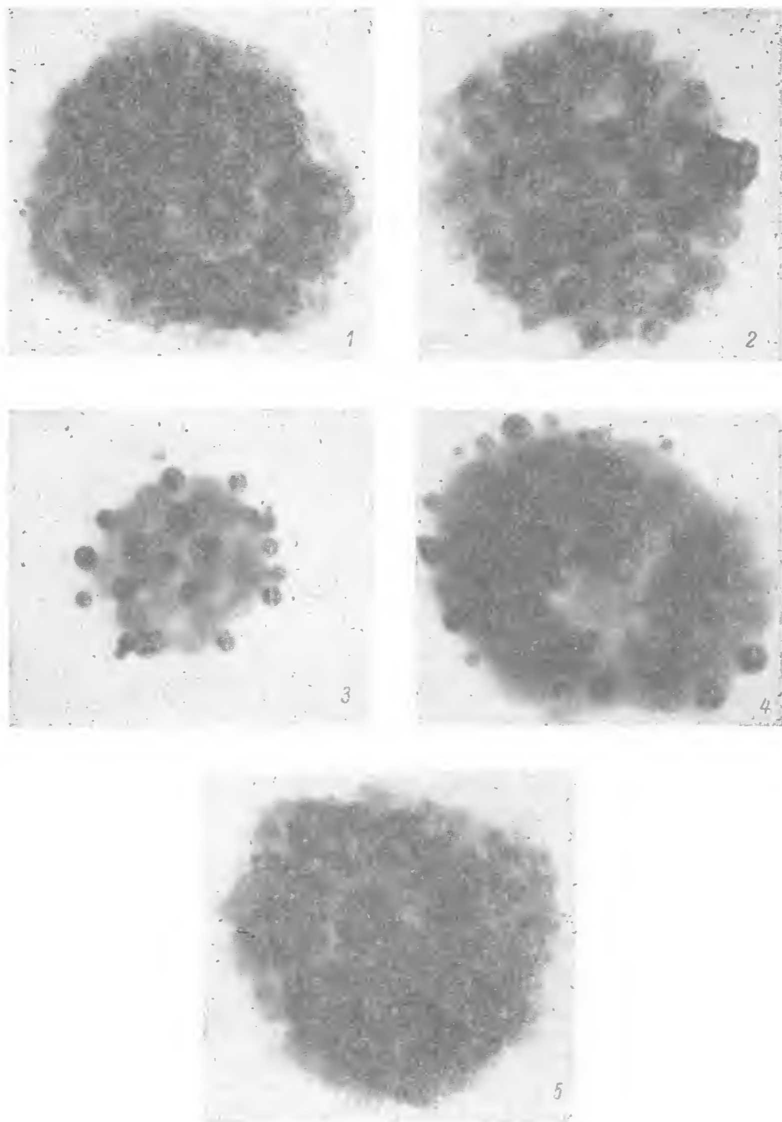


Рис. 2. Хлоропласты из листьев растений огурца. (Увел. 12000).

1 — незакаленное растение до охлаждения; *2* — закаленное растение до охлаждения; *3—4* — незакаленное растение после охлаждения в течение 11 суток при 6—8°; *5* — закаленное растение после охлаждения в течение 11 суток при 6—8°.

растений связь хлорофилла с белково-липоидным комплексом более прочна, чем у незакаленных. Эти различия сильнее проявляются после охлаждения, а также у более молодых растений.

В результате просмотра в электронном микроскопе большого числа препаратов хлоропластов незакаленных и закаленных растений огурцов до охлаждения не удалось обнаружить различий в их строении. На рис. 2 (*1* и *2*) приведены микрофотографии хлоропластов из листьев 6-го яруса незакаленного (*1*) и закаленного (*2*) растения.

Хлоропласты довольно плотные, но граны в них различимы хорошо. Осмиофильные гранулы мелкие. По краю хлоропласта в промежутках между гранами видна строма.

Под воздействием низкой положительной температуры нормальное строение хлоропластов незакаленных растений постепенно нарушается. На рис. 2 (*3* и *4*) приведены микрофотографии хлоропластов, изолированных из листьев 6-го яруса незакаленных растений огурцов после 11 суток воздействия низкими положительными температурами. Как видно, граны в хлоропластах почти полностью разрушились. Вместе с тем очень сильно увеличились в размере осмиофильные гранулы. Хлоропласты закаленных растений, находившихся в тех же самых условиях, за это время не претерпевают заметных изменений (рис. 2, *5*).

В литературе имеются данные о нарушении хлорофилл-белкового комплекса и нормальной структуры хлоропластов теплолюбивых растений при охлаждении. П. А. Генкель и К. П. Марголина (1949) обнаружили, что при сильном охлаждении у ряда теплолюбивых растений увеличивается извлекаемость хлорофилла вследствие нарушения его связей с белком, общее же количество хлорофилла при этом уменьшается; они пришли к выводу, что охлаждение вызывает у них повреждения структуры хлоропластов. При помощи фазово-контрастного микроскопа было обнаружено разрушение хлоропластов в хлорофиллоносных клетках листьев субтропического растения *Agava sisalana* после охлаждения до 3° (Генкель, Ин Хун-Чан, Чжао Тун-Фан, Шен Кун-Мю, 1959). Картины разрушения хлоропластов томатов при охлаждении корневых систем, полученные с помощью электронного микроскопа, приведены в работе А. А. Шахова и Б. М. Голубковой (1960).

В свете этих данных, обнаруженные в настоящей работе особенности хлоропластов закаленных к холоду растений огурцов можно рассматривать как приспособительную реакцию, направленную на перенесение неблагоприятных температурных условий. Следует подчеркнуть, что данные электронномикроскопических наблюдений над хлоропластами листьев огурцов хорошо согласуются с результатами сравнительных биохимических исследований хлорофилла. Увеличение количества хлорофилла, извлекаемого слабым спиртом, при действии на незакаленное растение низких положительных температур свидетельствует об ослаблении связи хлорофилла с белком. Увеличение размеров осмиофильных гранул, которые, как показал Веттштейн (Wettstein, 1957, 1959), представляют собой хлорофилл, растворенный в липоидах, также указывает на ослабление его связи с белком.

Таким образом, факты увеличения извлекаемости хлорофилла слабым раствором спирта и возрастания размеров осмиофильных гранул иллюстрируют разные стороны процесса изменения и ослабления прочности хлорофилл-белково-липоидного комплекса. Сопоставление наших данных со схемой состояния хлорофилла в листе, предложенной С. А. Черноморским (1961), подтверждает это заключение.

Совокупность данных о тонком строении хлоропластов и их фотохимических энзиматических реакциях позволяет считать доказанным участие в процессе фотосинтеза всех элементов структуры хлоропластов (Park a. Pon, 1960). Вместе с тем есть основания предполагать, что трансформация световой энергии в химическую происходит на слоистых, пластинчатых структурах (Steinmann a. Sjöstrand, 1955). В связи с этим нарушение гранулярной структуры хлоропластов незакаленных растений огурцов под действием пониженных температур может служить причиной отсутствия у них фотосинтеза, о котором свидетельствуют экспериментальные данные.

Отсутствие каких-либо нарушений нормальной структуры хлоропластов закаленных растений, как и результаты опытов по извлекаемости хорофилла, свидетельствуют о большей устойчивости у них хлорофилл-белково-липоидного комплекса, а значит и пластидного аппарата по сравнению с незакаленными растениями.

В заключение приносим глубокую благодарность проф. П. А. Генкелю за постоянное внимание к работе и ценные советы.

Литература

Белозерский А. Н. и Н. И. Проскуряков. (1951). Практическое руководство по биохимии растений.— Генкель П. А., Ин Хун-Чан, Чжао Тун-Фан, Шен Кун-Мю. (1959). Влияние пониженных положительных температур на сизаль (*Agava sisalana*). Изв. АН СССР., сер. биолог., 3.— Генкель П. А., и С. В. Кушниренко. (1959). Фотосинтез томатов, предпосевнозакаленных к холоду переменными температурами. Физиолог. раст., 4, 4.— Генкель П. А. и К. П. Марголина. (1949). О причинах гибели растений при низких положительных температурах. Тр. Инст. физиолог. раст. АН СССР, 6, 2. — Генкель П. А., И. В. Цветкова. (1960). Применение гравийных культур при изучении почвенной засухи. Физиолог. раст. 7, 5. — Жолкевич В. Н. (1955). К вопросу о причинах гибели растений при низких положительных температурах. Тр. Инст. физиолог. раст. АН СССР, 9. — Кушниренко С. В. (1958). Физиологические особенности томатов и кукурузы, закаленных к холоду переменными температурами. Физиолог. раст., 5, 3. — Морозова Р. С. (1957). К методике электронной микроскопии хлоропластов. Физиолог. раст., 4, 5. — Незговоров Л. А. (1956). Последействие низких положительных температур на фотосинтез теплолюбивых растений. Физиолог. раст., 3, 6. — Осипова О. П. (1953). О белковом компоненте хлоро-

филлбелкового комплекса. Тр. Инст. физиолог. раст., 8, 1. — Черноморский С. А. (1961). Изучение состояния хлорофиллбелкового комплекса в листьях высших растений. Автореф. диссерт., Л. — Шахов А. А. и Б. М. Голубкова. (1960). Электронномикроскопическое изучение хлоропластов растений в условиях пониженной температуры корневой системы. ДАН СССР, 135, 2. — Ewart A. J. (1896). On assimilatory inhibition in chlorophylleus plants. Journ. of the Linnean Soc. of London. Botany, 31 : 364. — Palade G. (1952). A study of fixation for electron microscopy. Journ. of Exper. Med., 95 : 285. — Park R. B. a. N. G. Pon. (1960). Correlation of structure with function in *Spinacea oleracea* Chloroplasts. Journ. Mol. Biolog., 3, 1. — Steinmann E. a. F. S. Sjöstrand. (1955). The ultrastructure of chloroplasts. Exper. Cell Res., 8, 1 : 15. — Wettstein D. (1957). Chlorophyll-Letale und der submicroskopische Formvechsel der Plastiden. Exper. cell research., 12, 3 : 427. — Wettstein D. (1959). Developmental changes in Chloroplasts and their Genetic Control. Developmental cytology. (The Ronald Press Company).

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева
Академия наук СССР,
Москва.

(Получено 22 XI 1961).

Н. Н. Алфимов, П. Н. Яговой и В. П. Тихомиров

О ЕСТЕСТВЕННОЙ РАДИОАКТИВНОСТИ ЛИСТЬЕВ НЕКОТОРЫХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД

Исследование естественной радиоактивности различных компонентов внешней среды имеет важное теоретическое и практическое значение, и этому вопросу уделяется в настоящее время большое внимание.

В последней сводке, посвященной проблемам естественной радиоактивности, И. М. Белоусова и Ю. М. Штуккенберг (1961) приводят подробные сведения о радиоактивности земных пород, природных вод, атмосферы, различных сельскохозяйственных и пищевых продуктов. Относительно же естественной радиоактивности древесных пород в этой сводке приводится лишь общее указание о том, что «Особенно много радиоактивных веществ накапливают растения с развитой корневой системой, в частности деревья» (Белоусова и Штуккенберг, 1961 : 95).

Мы поставили перед собой задачу получить материалы, характеризующие естественную радиоактивность листьев некоторых древесных пород, обусловленную содержанием бета-активных изотопов. Для исследования были отобраны листья следующих древесных пород, произрастающих в Ленинграде: *Tilia cordata*, *Querqus pedunculata*, *Acer platanoides*, *Syringa vulgaris* и *Ulmus scabra*.

Поскольку накопление радиоактивных веществ в растениях происходит неравномерно (Белоусова и Штуккенберг, 1961), сбор листьев производился нами в различные сроки вегетационного периода — в начале июня и в конце сентября 1960 г.

ТАБЛИЦА 1

Радиоактивность листьев, обусловленная содержанием калия-40 (в 10^{-9} кюри на 1 кг воздушно-сухого вещества)

Деревья	Первая декада июня: исследовано проб	Первая декада июня: средняя активность	Последняя декада сентября: исследовано проб	Последняя декада сентября: средняя активность
Дуб	4	7.30	4	6.13
Сирень	4	14.68	4	12.70
Липа	4	12.22	4	6.48
Вяз	4	14.10	4	10.05
Клен	4	8.98	4	6.57

В различных частях города были выбраны 4 дерева каждой древесной породы, с которых и собирались листья с возможной осторожностью, со всех сторон дерева, в количестве 250—300 г, и доводились до воздушно-сухого состояния. Затем проба перемешивалась и измельчалась до такого состояния, чтобы частицы листьев проходили через сито с диаметром отверстия в 3 мм.

Радиоактивность полученного материала определялась в воздушно-сухом состоянии при помощи кювет с использованием счетчиков СТС—6 (Инструктивно-методические указания, 1960). Затем материал озолялся и определялась активность золы с применением торцовых счетчиков. Радиометрические исследования производились методом относильного счета с точностью 3—5% с использованием калиевого эталона (Метод меченых атомов в биологии, 1955). После определения активности в золе исследовалось содер-

жание калия кобальтнитритным методом (Ермаков и др., 1952 : 482—484) и рассчитывалась бетаактивность, обусловленная содержанием калия-40.

И. М. Белоусова и Ю. М. Штуккенберг (1961) отмечают, что «из естественнорадиоактивных веществ, находящихся в растениях, наибольшую дозу излучения создает калий-40. Доза, создаваемая излучением урана, радия, тория или углерода, ничтожно мала». Поэтому определение величины активности, обусловленной содержанием калия-40, представлялось весьма важным.

ТАБЛИЦА 2

Радиоактивность золы листьев (в 10^{-9} кюри на 1 кг воздушно-сухого вещества)

Деревья	Первая декада июня: исследовано проб	Первая декада июня: средняя активность	Последняя декада сентября: исследовано проб	Последняя декада сентября: средняя активность
Дуб	4	8.85	4	7.78
Сирень	4	20.32	4	18.51
Липа	4	12.80	4	9.09
Вяз	4	15.52	4	12.09
Клен	4	11.40	4	9.00

ТАБЛИЦА 3

Радиоактивность листьев в воздушно-сухом состоянии (в 10^{-9} кюри на 1 кг воздушно-сухого вещества)

Деревья	Первая декада июня: исследовано проб	Первая декада июня: средняя активность	Последняя декада сентября: исследовано проб	Последняя декада сентября: средняя активность
Дуб	4	10.40	4	10.25
Сирень	4	23.00	4	25.22
Липа	4	16.97	4	13.70
Вяз	4	23.52	4	15.57
Клен	4	16.97	4	10.07

Таким образом, активность листьев, собранных с каждого отдельного дерева, определялась тремя способами: методом кювет, когда листья находились в воздушно-сухом состоянии, после озоления и расчетным методом по содержанию калия.

Всего было исследовано 40 проб листьев, с которыми было произведено 80 радиометрических и 40 химических исследований. Результаты определения радиоактивности листьев древесных пород приводятся в табл. 1, 2 и 3.

Из данных, приведенных в табл. 1, 2 и 3, можно видеть, что активность листьев в воздушно-сухом состоянии заметно отличалась от величин активности, обусловленных содержанием калия или найденных при радиометрическом исследовании золы.

Для того чтобы установить, насколько эти различия существенны и неслучайны, результаты наших наблюдений были подвергнуты статистической обработке. Оценка различий средних производилась по методу малых выборок (Каминский, 1959).

Результаты статистической обработки материалов приведены в табл. 4.

ТАБЛИЦА 4

Оценка разности средних (на основании четырех определений) величин активности листьев (в 10^{-9} кюри на 1 кг воздушно-сухого вещества)

Деревья	Средние величины активности: в воздушно-сухом состоянии (x)	Средние величины активности: за счет калия (x')	Средняя разность ($x - x'$)	Средняя ошибка разности ($\pm m$)	$t = \frac{x - x'}{m}$
1 декада июня					
Дуб	10.40	7.30	3.10	±1.32	2.34
Сирень	23.00	14.68	8.32	±5.02	1.66
Липа	16.97	12.22	4.75	±2.42	1.96
Вяз	23.52	14.10	9.42	±2.60	3.67
Клен	16.97	8.98	7.99	±2.07	3.81
3 декада сентября					
Дуб	10.25	6.13	4.12	±1.22	3.37
Сирень	25.22	12.70	12.52	±3.29	3.80
Липа	13.70	6.48	7.22	±2.62	2.70
Вяз	15.57	10.05	5.52	±1.61	3.40
Клен	10.07	6.57	3.50	±1.27	2.75

Разность средних величин для нашего числа наблюдений следует считать существенной и неслучайной в том случае, если величина t будет не менее 2.447 (Каминский, 1959).

Как видно из табл. 4, разница между величиной активности, найденной при исследовании листьев в воздушно-сухом состоянии, и активностью, обусловленной содержанием калия, в первой декаде июня была существенной и неслучайной только у двух пород деревьев из пяти исследованных (у вяза и клена).

В третьей же декаде сентября эта разность была существенной и неслучайной у всех исследованных пород деревьев.

Таким образом, к концу вегетационного периода активность листьев древесных пород была обусловлена не только содержанием калия, но и наличием других бета-активных изотопов.

Наблюдениями ряда авторов (Яковенко и Калюжный, 1936; Адамовой, 1937; Куликовой, 1938; Бабаянц, 1944) была доказана способность зеленых насаждений задерживать на своих листьях пыль. Учитывая, что радиоактивные вещества в воздухе в значительной степени связаны с пылью (Томсон, 1959; Яговой, 1961), можно предположить, что за вегетационный период на листья адсорбировались вместе с пылью связанные с нею радиоактивные вещества. Для изучения природы этих веществ необходимы специальные исследования.

Литература

Адамова А. А. (1937). Задерживающая способность зеленых насаждений в отношении пыли и дыма. Гигиена и санитария, 3 : 26—34. — Бабаянц Р. А. (1944). Методика и результаты изучения аэрозагрязнений Ленинграда. Гигиена и санитария, 9 : 14—18. — Белоусова И. М. и Ю. М. Штуккенберг. (1961). Естественная радиоактивность. — Ермаков А. Н., В. В. Арасимович и др. (1952). Методы биохимических исследований растений. — Инструктивно-методические указания по работе санитарно-эпидемиологических станций в области радиационной гигиены. (1960) : 33. — Каминский Л. С. (1959). Обработка клинических и лабораторных данных : 118—124 и 193. — Куликова З. Н. (1938). Защитная роль городских зеленых массивов в отношении пыли и газов. Научно-исследовательская лаборатория коммунальной гигиены. Сб. работ, 2 : 74—82. — Метод меченых атомов в биологии. (1955). Под ред. А. И. Кузина. — Томсон Н. М. (1959). Санитарная охрана атмосферного воздуха от загрязнений. — Яговой П. Н. (1961). О влиянии пыли дымовых выбросов на количество радиоактивных выпадений. Атомная энергия, 5 : 459. — Яковенко В. А. и Д. Н. Калюжный. (1936). Загрязнение атмосферного воздуха и фильтрующая способность городских зеленых массивов. Гигиена и санитария, 6 : 3—13.

Военно-медицинская
Академия им. С. М. Кирова,
г. Ленинград.

(Получено 9 V 1962).

В. А. Самылина

О МЕЛОВОЙ ФЛОРЕ ОБЛУЧЬЯ (МАЛЫЙ ХИНГАН)

С 4 таблицами рисунков

В 1960 г. геологами Всесоюзного геолого-разведочного института (ВСЕГЕИ) Е. В. Быковской и Я. С. Веденяниным была передана мне на определение небольшая коллекция ископаемых растений неплохой сохранности. Эта коллекция собрана в обнажении правого берега р. Лиственичной (левый приток р. Хинган) бассейна р. Амура, в 3 км к востоку от разъезда Ударный, в районе ж.-д. станции Облучье. По сообщению Быковской, растительные остатки происходят из линзы светлых тонкослоистых туффито-алевролитов, зажатой среди липаритов и туфов, литологически близких породам богучанской свиты. Мною определены следующие растения (табл. I—IV): *Cladophlebis* cf. *acuta* Font., *C. frigida* (Heer) Sew., *C. jorgensenii* (Heer) Krysht., *Sagenopteris variabilis* Velen., *Thinnfeldia* aff. *sachalinensis* Krysht. et Baik., *Ginkgo adiantoides* (Ung.) Heer, *G.* ex gr. *huttonii* (Sternb.) Heer, *G.* cf. *obrutschewii* Sew., *Feildenia* aff. *sachalinensis* Krysht. et Baik., *Taeniopteris* sp., *Cephalotaxopsis intermedia* Holl., *C. microphylla laxa* Holl., *Sequoia ambigua* Heer, *S. fastigiata* (Sternb.) Heer, *S.* cf. *heterophylla* Velen., *S. reichenbachii* Heer, cf. *S. rigida* Heer, *Elatocladus smittiana* (Heer) Sew., *Brachyphyllum crassicaule* Font., *Cedrus* sp. (чешуи), *Pinus* sp. (шишки), *Pityophyllum* sp., *Pityospermum* sp., *Cissites* sp.

Как видно из приведенного списка, хвойные по числу видов составляют подавляющее большинство, в меньшем количестве присутствуют гинкговые, папоротники, птеридоспермы и, наконец, цикадовые и покрытосеменные (каждая из этих групп представлена одним видом). Примерно такое же соотношение этих групп растений

наблюдается и по количеству отпечатков. Судя по сохранности отпечатков, они не претерпели длительного переноса. Скорее всего это остатки растений хвойных лесов с примесью гингковых и широколиственных покрытосеменных с травяным покровом из папоротников и редких кейтониевых, произраставших по берегам спокойных водоемов.

Бо́льшая часть перечисленных выше растений является обычными компонентами сеноманских и сеноманско-туронских флор Сибири и Северной Америки. Прежде всего это относится к папоротникам и хвойным родов *Sequoia* и *Cephalotaxopsis*. Все они присутствуют, в частности, в айнусско-гилякских отложениях Сахалина. Хвойное *Brachyphyllum crassicaule* впервые описано из свит Патапско и Патуксент (нижний мел) Атлантического побережья США, а сходные с ним отпечатки известны также из гилякских отложений Сахалина. Роды *Pinus* и *Cedrus* представлены в коллекции отпечатками шишек и семенных чешуй, довольно часто встречающимися в ископаемом состоянии, начиная с низов верхнего мела. Гинкговые представлены четырьмя формами. Из них *Ginkgo adiantoides* имеет широкое геологическое распространение, начиная с верхней половины нижнего мела до конца третичного периода. Два других вида *Ginkgo* выглядят на фоне сопутствующих им хвойных реликтами, так как аналогичные отпечатки часто встречаются в юрских и нижнемеловых отложениях в совершенно иных комплексах, несомненно более древних. Отпечаток, обозначенный в списке как *Feildenia* aff. *sachalinensis*, по форме и жилкованию похож на *F. sachalinensis* из гилякских отложений Сахалина, но имеет несколько меньшие размеры. *Sagenopteris variabilis* впервые был описан из сеномана Чехии, известен также из сеномана-турона Сахалина и Северной Америки и нижнего мела (старо- и северосучанские свиты) Южного Приморья. Отпечатки, обозначенные как *Thinnfeldia*, отнесены к этому роду условно, как и другие виды тиннфельдий из мела, так как никаких достоверных данных, свидетельствующих о принадлежности подобных листьев к птеридоспермам, нет. Сфеноптероидная форма перышек с низбегающим нижним краем и наличие резко выраженных довольно редких жилок сближает данные отпечатки с *Th. sachalinensis* из гилякских отложений Сахалина. Единственный и плохой сохранности отпечаток листа цикадофита принадлежит формальному мезозойскому роду *Taeniopteris*, широко распространенному в юре и нижнем мелу. Как и птеридоспермы, беннеттитовые и цикадовые (юрские и нижнемеловые роды) в верхнем мелу встречаются редко, причем почти исключительно в сеноманско-туронских флорах. Чаще всего верхнемеловые цикадофиты представлены видами *Nilssonia*, реже встречаются *Pterophyllum*, *Pseudocycas*, *Otozamites*. Род *Taeniopteris* для верхнего мела до сих пор не определялся, хотя по аналогии с другими цикадофитами его присутствие в низах верхнего мела вполне вероятно. Покрытосеменные представлены единственной неопределимой до вида крупнолистной формой *Cissites*. Род этот встречается с верхов нижнего мела, но наиболее типичен для сеноман-туронских флор. Отметим при этом, что известные нижнемеловые *Cissites*, как и большинство других нижнемеловых покрытосеменных, характеризуются мелкими листьями (*C. parvifolius* [Font.] Berry, *C. prodromus* Krysht.), в то время как в верхнем мелу *Cissites* представлен обычно крупнолистными формами.

Из краткого обзора геологического распространения видов видно, что подавляющее их большинство присуще сеноманским или нерасчлененным сеноманско-туронским отложениям, но наряду с ними присутствуют и некоторые реликтовые формы. Обращает на себя внимание бедность данной флоры покрытосеменными растениями. В какой-то мере это, очевидно, связано с тем, что все приведенные выше растительные остатки происходят из небольшой линзы, заключенной среди палеонтологически немой толщи пород, и, конечно, не могут полно отражать характер растительности Приамурья данного отрезка времени.

Недавно из того же местонахождения близ ж.-д. станции Облучье М. М. Кошман (Капица и Кошман, 1961) также была собрана коллекция ископаемых растений, состоящая по ее определениям из следующих форм: *Gleichenia* sp., *Cladophlebis* sp., *Sagenopteris* sp., *Elatocladus* aff. *submanchurica* Yabe et Oishi, *Pityophyllum* sp., *Ginkgo huttonii* (Sternb.) Heer, *Taeniopteris* sp., *Sequoia* cf. *reichenbachii* (Gein.) Heer, *Taxocladus dolichophylla* Krysht. et Pryn., *Torreya (Tumion) gracillima* Holl. *Cephalotaxopsis intermedia* Holl., *Cephalotaxopsis* sp., *Brachyphyllum* sp., *Cissites* sp. 1, *Cissites* sp. 2. Список этот по существу не противоречит несколько более полному списку, приведенному мною выше. А. А. Капица и М. М. Кошман справедливо считают, что флора Облучья моложе мезозойской тырминско-буреинской флоры, но древнее верхнемеловой сахалинской, параллелизуя ее с бохайской флорой (северо-сучанская свита) Южного Приморья. С последним нельзя полностью согласиться. Бохайская флора (Штемпель, 1959, 1960), возраст которой датируется как апт-альб (а по сопровождающей ее ископаемой фауне, возможно, и сеноман), имеет иной, более древний облик. Здесь в гораздо большем количестве присутствуют папоротники, в том числе виды родов *Ruffordia*, *Coniopteris*, *Sphenopteris*, *Cladophlebis* с крупными перышками, а также хвойные рода *Podozamites*, разнообразные цикадофиты, которые являются обычными компонентами нижнемеловых флор и отсутствуют во флоре Облучья. На фоне этих типично нижнемеловых форм присутствуют в небольшом количестве папоротники и хвойные, которые получат широкое распространение уже в верхнемеловых флорах (*Asplenium dicksonianum*, *Sequoia reichenbachii*, *S. smittiana*), и мелколистные покрытосеменные. Как было показано выше, во флоре Облучья наблюдается

обратная картина: среди типичных верхнемеловых растений имеются отдельные реликтовые формы, причем, как правило, являющиеся формами широкого вертикального распространения (*Ginkgo huttonii*, *G. obrutschewii*). Таким образом, флора Облучья по сравнению с бохайской флорой является как бы следующим этапом развития меловой растительности. Капица и Кошман приводят в своей статье списки ископаемых растений из ряда других местонахождений Малого Хингана (близ сел. Пашково и Радде, ж.-д. ст. Известковый, и Бира, в районе Угольной Сопки), рассматривая их как поздне-нижнемеловые, одновозрастные комплексу Облучья. Однако при сопоставлении этих списков складывается впечатление, что не все приведенные комплексы одновозрастны. По крайней мере растительные остатки из местонахождений близ ст. Известковый и в р-не Угольной Сопки представляются более древними. Так, в местонахождении близ ст. Известковый среди прочих образцов найдены в значительном количестве виды родов *Sphenobaiera*, *Phoenicopsis*, *Podozamites*, а в районе Угольной Сопки — *Coniopteris*, *Cladophlebis haiburnensis*, *Sphenopteris*, *Raphaelia* (!) и также *Phoenicopsis* и *Podozamites*. В целом списки из этих местонахождений почти не имеют общих форм с флорой Облучья.

При сопоставлении флоры Облучья с флорой из сеноманско-туронских отложений Сахалина оказывается, что почти все облучинские растения, за немногими исключениями, имеются в сахалинской флоре. Однако флора Облучья несравненно беднее гиляцкой, и прежде всего это касается покрытосеменных и папоротников. При этом нельзя забывать, что флора из гиляцких отложений собиралась не один год и из многих местонахождений, в то время как ископаемые растения Облучья собраны лишь в одном местонахождении. Но объясняет ли это обстоятельство целиком расхождения в соотношении групп растений, или здесь сказывается несколько более древний возраст облучинской флоры по сравнению с гиляцкой, в настоящее время решить трудно. Пока, до более детальных исследований меловой флоры Малого Хингана и учитывая все изложенное выше, возраст флоры Облучья датируется мною как низы верхнего мела, скорее всего сеноман.

Таблица I

1, *2* — *Ginkgo adiantoides* (Ung.) Heer, листья (натур. вел., обр. 505-6.5); *3* — *Thinnfeldia* aff. *sachalinensis* Krysht. et Baik., участок пера со сфеноптероидными перышками (натур. вел., обр. 505-4); *4* — *Sagenopteris variabilis* Vel., изолированный листочек (натур. вел., обр. 505-3); *5* — *Cladophlebis frigida* Heer, обрывок пера (натур. вел., обр. 505-1); *6* — *Cladophlebis jorgensenii* (Heer) Krysht., обрывок пера (натур. вел., обр. 505-2); *7*, *8* — *Cedrus* sp., чешуя (*7* — натур. вел., *8* — тот же отпечаток увел. 2; обр. 505-22).

Таблица II

1 — *Ginkgo* ex gr. *huttonii* (Sternb.) Heer, лист (натур. вел., обр. 505-7); *2* — *Ginkgo* cf. *obrutschewii* Sew., лист (натур. вел. обр. 505-21.18); *3* — *Feildenia sachalinensis* Krysht. et Baik., лист (натур. вел. обр., 505-8); *4* — *Taeniopteris* sp., обрывок нижней части листа (натур. вел., обр. 505-10); *5* — *Cephalotaxopsis intermedia* Holl., облиственный побег (натур. вел., обр. 505-11); *6* — *Sequoia reichenbachii* Heer, облиственный побег (натур. вел., обр. 505-17); *7* — *Elatocladus (Sequoia) smittiana* (Heer) Sew., облиственный разветвленный побег (увел. 0.6; обр. 505-23).

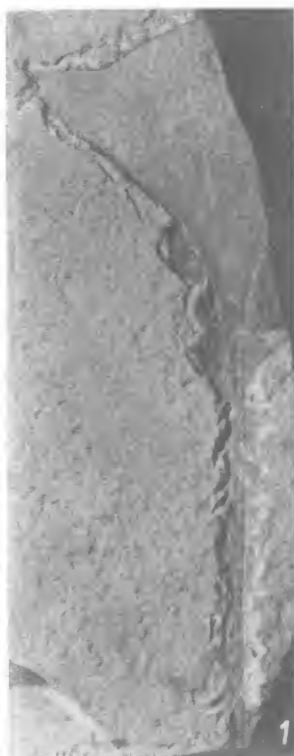
Таблица III

1 — крылья жесткокрылого насекомого (натур. вел., обр. 505-14г); *2* — крыло сетчатокрылого насекомого (натур. вел., обр. 505-14д); *3*, *4* — *Pityospermum* sp., крупные летучки с семенами (натур. вел., обр. 505-14в); *5*, *6* — *Pinus* sp., мелкие шишки (увел. 2, обр. 505-15); *7* — *Brachyphyllum crassicaule* Font., облиственный разветвленный побег с крупными чешуйчатыми листьями (натур. вел., обр. 505-24); *8*, *9* — *Cephalotaxopsis intermedia* Holl., облиственные побеги (натур. вел., обр. 505-14а).

Таблица IV

1 — *Cephalotaxopsis intermedia* Holl., обрывок облиственного побега (натур. вел., обр. 505-20); *2—5* — *Sequoia fastigiata* (Sternb.) Heer, *2* — обрывок облиственного побега (натур. вел., обр. 505-19), *3* — то же (увел. 2), *4—5* — облиственные разветвленные побеги (натур. вел., обр. 505-21. 18); *6* — *Sequoia ambigua* Heer, облиственный побег (натур. вел., обр. 505-16); *7*, *8* — *Cissites* sp., отпечаток и противоотпечаток одного и того же листа (натур. вел., обр. 505-25а, б).

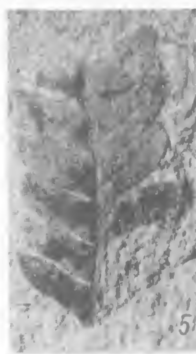
Таблица I

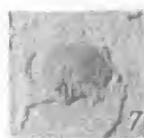


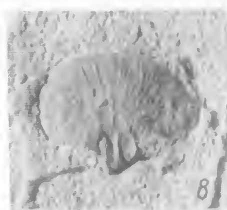












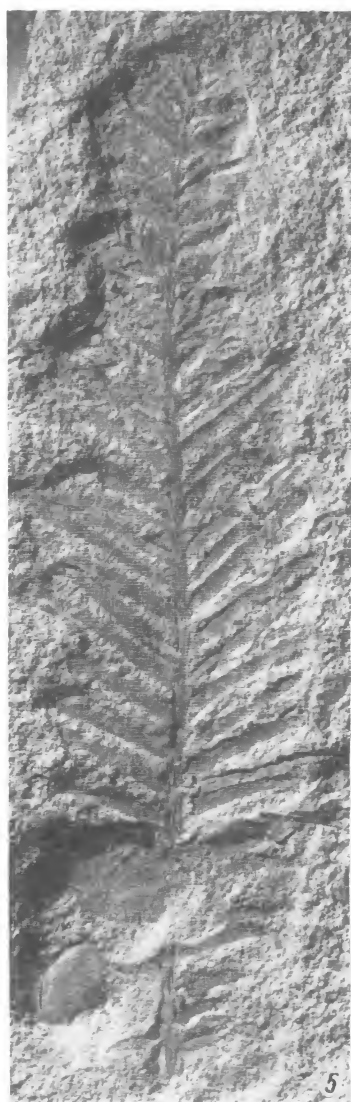



1

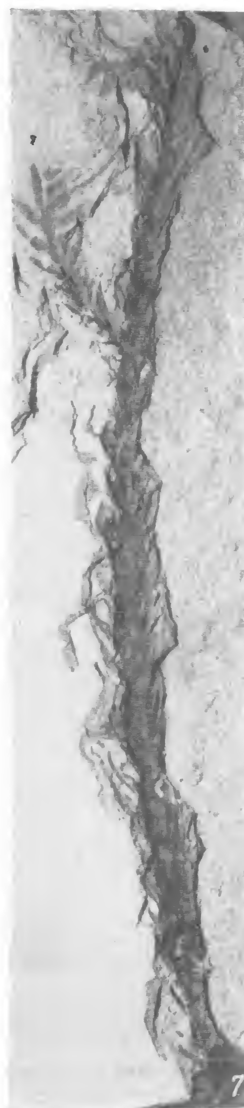

2

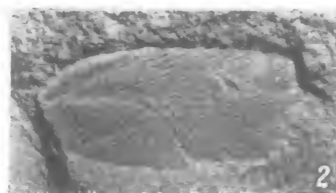

3

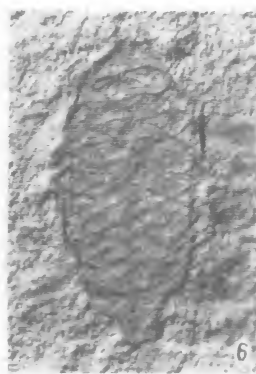

4

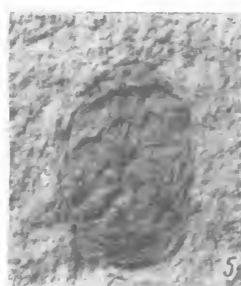

5


6


7


2


6


5


1


4

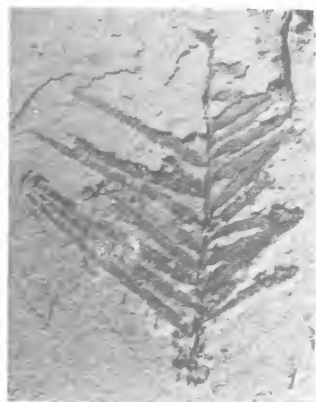

3

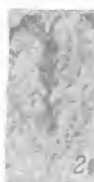

7

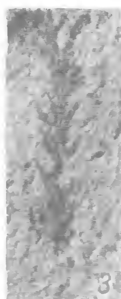

8

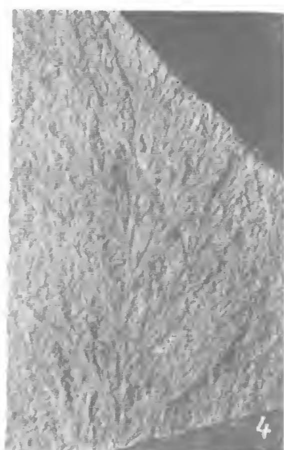

9

Таблица IV





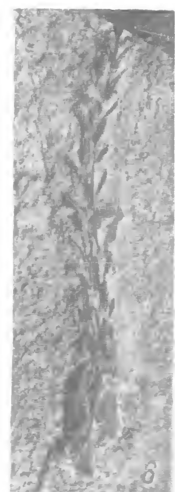












Литература

Байковская Т. Н. (1956). Верхнемеловые флоры северной Азии. Тр. БИНа, сер. VIII, Палеоботаника, 2. — Вахрамеев В. А. (1952). Стратиграфия и флора меловых отложений Западного Казахстана. Региональн. стратиграф. СССР, 1. — Капица А. А. и М. М. Кошман. (1961). Новые данные по фитостратиграфии меловых отложений хребта Малый Хинган. В сб.: Геолог., геоморфолог. и полезн. ископаемые «Приамурья», 1 (72). — Криштофович А. Н. (1937). Меловая флора Сахалина, 1. Мгач и Половинка. Тр. ДВФАН СССР, сер. геолог., II. — Криштофович А. Н. и Т. Н. Байковская. (1960). Меловая флора Сахалина. — Штемпель Б. М. (1959). Этапы развития меловой флоры Южного Приморья. ДАН СССР, 127, 3. — Штемпель Б. М. (1960). Фитостратиграфия меловой системы Южного Приморья. Тр. лабор. геолог. угля АН СССР, X. — Fontaine W. M. (1889). The Potomac or Younger Mesozoic Flora. U. S. Geolog. Surv., XV. — Hollick A. (1930). The Upper Cretaceous Flora of Alaska. U. S. Geolog. Surv., Prof. pap., 159. — Velenovsky J. (1885). Die Gymnospermen der böhmischen Kreideformation.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 14 IV 1962).

М. А. Борисова-Гуленкова

ОБ ИЗМЕНЕНИИ БОТАНИЧЕСКОГО СОСТАВА ТРАВОСТОЯ ЛУГОВ ОЙ СТЕПИ ПОД ВЛИЯНИЕМ ВЫПАСА

Работа по изучению изменения ботанического состава травостоя луговой степи под влиянием выпаса проводилась на территории Центрально-Черноземного госзаповедника Курской области в вегетационный период 1953 г. Травостой степи, где ежегодно производят покос, отличается сложным строением, что обусловлено, в частности, большой видовой и экземплярной насыщенностью. Последнее возможно при ярусном размещении растений как в пространстве, так и во времени. Ясно выраженный па степи микрорельеф и связанное с этим неодинаковое содержание почвенной влаги на разных элементах микрорельефа (Большаков, 1950) обеспечивает поселение здесь растений, характеризующихся различной экологией.

Вопросам изменения луговой и степной растительности под влиянием пастьбы посвящено большое количество работ. Несколько отличные друг от друга схемы пастбищной дигрессии, приводимые авторами для различных районов, свидетельствуют о том, что в каждом отдельном случае в изменении ассоциации могут проявляться свои характерные особенности, присущие той или иной растительной группировке. Безусловно, свои характерные черты имеет пастбищная дигрессия и в районе наших работ.

Каждая стадия пастбищной дигрессии характеризуется своими, ее определяющими видами. Поэтому при заложении искусственных пастбищ необходимо выяснение ботанического состава травостоя в условиях сенокосного и пастбищного использования луговой степи и знание устойчивых по отношению к выпасу видов.

При выполнении работы в типичных плакорных условиях на участке с сенокосным режимом использования (сенокошение в первой половине июля) и на участке, используемом под умеренный выпас скота, проводилось описание растительности с заложением площадок в 100 м². Кроме того, были использованы данные, полученные при описании площадок на рядом расположенном непаханом участке, принадлежащем колхозу и оставленном без использования в 1952 и 1953 гг. после интенсивной эксплуатации, длившейся 25—30 лет. Травостой здесь изреженный, местами нацело стравленный, а поэтому и среднее проективное покрытие на этом пастбище гораздо ниже (30—40%), чем на участке с умеренной нагрузкой (50—60—80%). Растительность описывалась три раза в течение вегетационного периода — в июне, июле, августе. В результате на участках в пределах заповедника было описано по 20 площадок и на колхозном пастбище — 10.

Если сравнить полученные данные по трем участкам — косимая степь, пастбище с умеренным выпасом и пастбище с интенсивным выпасом, — то можно обнаружить: 1) последовательное уменьшение числа видов от косимой степи к сбитому пастбищу; 2) уменьшение на колхозном пастбище обилия и встречаемости (или одного из этих показателей) у видов, константных на двух других участках; 3) последовательное уменьшение у ряда видов от косимой степи к сбитому пастбищу обилия и встречаемости (или одного из этих показателей); 4) увеличение на умеренно выпасаемом участке обилия и встречаемости (или одного из этих показателей) у видов, вновь уменьшающих свое участие в травостое на интенсивно выпасаемом пастбище; 5) увеличение на

интенсивно выпасаемом пастбище обилия и встречаемости (или одного из этих показателей) у видов, константных для косимого и умеренно выпасаемого участков; 6) последовательное увеличение для ряда видов обилия и встречаемости (или одного из показателей) от косимой степи к сбитому пастбищу; 7) приблизительно одинаковое участие в травостое некоторых видов на косимом, слабо и интенсивно выпасаемых участках; 8) появление на пастбище видов, не отмеченных на косимой степи. Почти все из них увеличивают свое участие в травостое на колхозном пастбище.

Общее количество видов, зарегистрированных при геоботанических описаниях на косимом участке, равно 164, на пастбище с умеренной нагрузкой 132, на сбитом пастбище 98. Уменьшение количества видов на указанных выше участках идет как за счет разнотравья, так и злаков, хотя абсолютное количество видов, выпавших из первой группы, оказывается гораздо большим. Отмечаемое при весовом учете зеленой массы увеличение на пастбище процентного участия в травостое злаков (Борисова, 1954, Герцык, 1955) обусловлено главным образом значительным сокращением числа видов из разнотравья, а также уменьшением обилия ряда сохраняющихся видов. Проективное покрытие на пастбище оказывается гораздо меньшим, чем на косимом участке, где оно равно 100%. Зарегистрированное при описании количество видов из семейства злаковых на косимом участке равно 18, на участке с умеренным выпасом 14, а на сбитом пастбище 10; количество видов из разнотравья на тех же участках соответственно равно 125, 119 и 74. Некоторые виды, не отмеченные при описании площадок на пастбище, вообще очень редко встречаются на Стрелецкой степи, — *Aster amellus* L., *Allium rotundum* L., *Linum flavum* L., *L. nervosum* W. et K., *Verbascum phoeniceum* L., *Dianthus andrzejowskianus* (Zapal.) Kulcz. и др.

Наиболее устойчивыми на пастбище из злаков являются: *Poa angustifolia* L., *Festuca sulcata* Hack., *Agrostis syreistschikovii* Smirn., *Agropyron intermedium* (Host) P. B., *Bromus riparius* Rehm, *Koeleria gracilis* Pers. Сократили свое обилие и встречаемость при умеренной пастьбе скота и выпали из травостоя на сбитом пастбище широко представленные на косимом участке *Bromus inermis* Leyss., *Avenastrum pubescens* Jessen., *A. schellianum* Roshev., *Briza media* L. и др. Из осок на пастбище сохранились *Carex verna* Chaix., *C. praecox* Schreb. и выпали *C. michelii* Host и при усилении выпаса — *C. humilis* Leyss. Одинаково представлена на всех исследуемых участках *Luzula campestris* (L.) D.C. Для некоторых бобовых отмечено уменьшение обилия и встречаемости на пастбищных участках (*Anthyllis polyphylla* W. et K., *Lathyrus pannonicus* Garcke) или полное их выпадение при усилении выпаса скота (*Onobrychis tanaitica* Spreng., *Trifolium alpestre* L., *Vicia tenuifolia* Roth, *Coronilla varia* L.). Участие *Trifolium repens* L. на пастбище увеличивается. *Lotus corniculatus* L., *Medicago falcata* L., *Trifolium montanum* L. увеличивают обилие и встречаемость на участке с умеренным выпасом и вновь сокращают свое участие в травостое на участке, где усиливается выпас скота. Почти на всех описанных площадках отмечен клевер луговой; обилие его немного уменьшается на интенсивно выпасаемом участке. Устойчивым на пастбищных участках оказывается астрагал датский.

Из разнотравных видов, часто встречающихся и нередко аспектирующих на косимом участке, сокращают свое участие в травостое или совсем выпадают с усилением выпаса *Adonis vernalis* L., *Centaurea marschalliana* Spreng., *C. scabiosa* L., *Cynanchum vincetoxicum* R. Br., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench, *Inula hirta* L., *Iris aphylla* L., *Jurinea arachnoidea* Bge., *Linum perenne* L., *Potentilla alba* L., *P. patula* W. et K., *Primula veris* L., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Salvia pratensis* L., *Stachis recta* L., *Scabiosa ochroleuca* L., *Valeriana rossica* Smirn. и др. Мало чувствительными к выпасу скота являются *Ranunculus polyanthemus* L., *Nonnea pulla* (L.) D.C., *Fragaria viridis* Duch., *Galium verum* L., *Asperula cynanchica* L., *Achillea millefolium* L. и др. Некоторые виды увеличивают обилие и встречаемость с усилением выпаса — *Taraxacum officinale* Web., *Plantago lanceolata* L., *P. stepposa* Kupr., *Potentilla argentea* L., *Leontodon autumnalis* L., *Echium rubrum* Jacq., *Convolvulus arvensis* L., *Cynoglossum officinale* L., *Artemisia austriaca* Jacq. и др. или появляются только на пастбищных участках — *Echium vulgare* L., *Polygonum aviculare* L., *Cichorium intybus* L. и др. Для ряда видов характерно усиление участия в травостое на пастбище с умеренной и сокращение обилия и встречаемости (или одного из этих показателей) с усилением выпаса скота — *Campanula sibirica* L., *Anthemis tinctoria* L., *Berteroa incana* (L.) D.C., *Euphrasia tatarica* Fisch., *Hieracium pilosella* L., *Pedicularis kaufmannii* Pinzger, *Thymus marschallianus* Willd. и др. Сохранность растений на пастбище и увеличение здесь обилия и встречаемости отдельных видов определяются совокупностью их морфологических, экологических и других особенностей. На пастбище лучше сохраняются растения с приземным расположением листьев. Многие виды, относящиеся сюда, имеют побеги, развивающиеся по типу дву- или трехлетних. До перехода к цветению они пребывают в укороченном состоянии, располагая листья близ поверхности земли. Сюда же можно отнести наземно-ползучие растения типа *Trifolium repens* L., *Convolvulus arvensis* L. Большое значение в сохранности растений на пастбище имеют наряду с другими признаками положение почек возобновления, их форма, размеры и направление.

Нарушение на пастбище режима влажности дает преимущество в расселении и занятии территории засухоустойчивыми формами за счет выпадения мезофильных форм. Иссушение верхних почвенных горизонтов отрицательно сказывается на развитии корневой системы и формировании новых узловых корней у вновь возникающих ве-

гетативным путем побегов, особенно в резко засушливые годы (Красовская, 1925, и др.). В таких случаях еще бóльшую значимость принимает корневая система материнского побега. Но многократное отчуждение надземной массы отрицательно сказывается на состоянии подземных органов (Смелов и Любская, 1940, и др.). Учитывая важность нормального развития корневой системы для укрепления и развития побега, можно предположить, что виды, проявляющие меньшие требования к влажности почвы для образования корневой системы, окажутся более устойчивыми при иссушении верхних почвенных горизонтов. Образование самостоятельных корней особенно важно для побегов, развивающихся на значительном расстоянии от материнского (например, у корневищных злаков). Дерновинные злаки подвержены меньшей опасности выпадения в случае недоразвития корневой системы в первое время после появления побега. И, как показали наши наблюдения (Борисова, 1960), образование корней в процессе побегообразования начинается у корневищных форм на более ранних этапах развития побега, чем у рыхлокустовых, а тем более у плотнодерновинных форм, хотя эти сроки не всегда являются резко разобщенными. Способность побегов дерновинных форм развиваться за счет материнского побега и образовывать собственную корневую систему в более благоприятный период года носит явно приспособительный характер в условиях засушливого района.

Но среди корневищных и корнеотпрысковых растений выделяются формы, поразному реагирующие на вытаптывание, стравливание и ухудшение аэрации и влажности почвы. *Ajuga genevensis* L. на взрыхленных участках степи (свежие сурчины) дает большое количество отпрысков; придаточные почки закладываются на горизонтальных корнях, расположенных недалеко от поверхности почвы. Сокращение количества этого растения в травостое при умеренной пастьбе и последующее выпадение при усилении выпаса в известной мере объясняется уплотнением верхних почвенных горизонтов и их иссушением. Наблюдается уменьшение и последующее выпадение на пастбище корнеотпрысковой *Anemone silvestris* L. и корневищного растения *Vicia tenuifolia* Roth. Засухоустойчивая *Artemisia austriaca* Jacq. прекрасно переносит пастьбу. Начало ее отпрысковым побегам дают придаточные почки на корнях, расположенных в почве на разной глубине. Удерживается на пастбище *Galium verum* L. — корневищное, засухоустойчивое растение, способное образовывать до трех генераций побегов за вегетационный период; скотом оно, согласно А. М. Дмитриеву (1948), почти не трогается.

Для сохранения растений на пастбище имеет значение их способность к восстановлению надземной массы, а также степень поедаемости их животными. Частое стравливание растений в течение вегетационного периода и последующее за каждым отчуждением быстрое восстановление надземной массы ведет к истощению растений и выпадению их из травостоя, что было описано В. Г. Танфильевым (1936, 1940) для ковылей. Наоборот, приземное расположение листьев у типчака и менее значительное отрастание побегов способствуют сохранению его на пастбище (Танфильев, 1940). С другой стороны, виды, вовсе не образующие отаву после отчуждения, виды, побеги у которых отрастают столь незначительно, что не могут в достаточной мере компенсировать отчужденных побегов, выпадают из травостоя. Механически поврежденные (надлом) или при стравливании в начале вегетационного периода и лишенные рабочих органов растения не способны к ассимиляции, а следовательно, и к полноценному формированию органов возобновления на следующий год. Сюда прежде всего относятся виды с однолетним яровым типом развития побегов и, как правило, не образующие прикорневых листьев — *Trifolium alpestre* L., *Inula hirta* L., *Adonis vernalis* L. и др.

Способность растения к восстановлению после отчуждения в известной мере определяется локализацией и динамикой запасных питательных веществ. У *Bromus riparius* Rehm., согласно В. И. Евсееву (1949), пластические вещества содержатся в нижних частях побегов и при низких срезах в значительной степени удаляются, но при стравливании его побеги обычно низко не скусываются, так как основания их окружены большим количеством отмерших влагалищ листьев. Стравливание растений в период наименьшего запаса пластических веществ ведет к их ослаблению и последующему выпадению.

Для видов, увеличивающих свое обилие и встречаемость на участке с умеренным выпасом и вновь уменьшающих свое участие в травостое при его усилении, выпас является стимулирующим фактором только до известного предела интенсивности. Сюда относятся в первую очередь растения, хорошо размножающиеся семенами. В большинстве случаев это однолетние и двулетние формы — *Euphrasia tatarica* Fisch., *Campanula sibirica* L., *Trifolium agrarium* L. и другие, а также и многолетние — *Lotus corniculatus* L., *Anthemis tinctoria* L. и другие.

Влияние выпаса на травостой сказывается и в изменениях во внешнем облике растений, в способности их к росту и развитию на пастбище. Нами были проведены измерения в стократной повторности высоты генеративных побегов отдельных видов растений. Средняя высота побегов у тысячелистника на косимом участке в год измерения была равна 45 см, на пастбище с умеренной нагрузкой 17 см; у лядвенца соответственно 35 и 16 см, у мятлика узколистного 43 и 28 см, у клевера лугового 27 и 11 см.

Уменьшение высоты побегов сопровождается нередко изменением их положения в пространстве, так у *Trifolium pratense* L. генеративные побеги почти стелются по земле, немного приподнимаясь в верхней части. Плотно к земле прилегают побеги *Lotus cor-*

niculatus L. и куст лядвенца в целом приобретает подушковидную форму. Сходство с «подушкой» дополняется значительным уменьшением у побегов длины междоузлий.

Казалось интересным проследить, изменяется ли число листьев на стебле до соцветия у экземпляров одних и тех же видов на косимых, а затем выпасаемых участках. С этой целью студенткой Г. Е. Королевой был произведен подсчет числа узлов у генеративных побегов *Trifolium pratense* L. и *Achillea millefolium* L. на контрольном участке и пастбище. У каждого вида это число колеблется между определенными цифрами. Данные подсчетов были оформлены в виде графиков. Вершина кривой совпадает с числом узлов, которое присуще наибольшему количеству стеблей из 100. При сравнении кривых для различных участков обнаруживается, что амплитуда колебаний в морфологической структуре побегов больше на косимой степи, чем на пастбище, и кривая здесь сдвинута вправо, т. е. в сторону большего количества узлов. Кроме того, для клевера и тысячелистника на косимой степи отмечено два максимума для побегов с определенным числом стеблевых узлов. У клевера первый максимум приходится на побеги с 4 листьями, а второй максимум на побеги с 7—8 листьями. У тысячелистника первый максимум приходится на побеги с 15—16 листьями, а второй максимум на побеги с 22—23 листьями.

На пастбище побеги клевера и тысячелистника обладают одним максимумом в числе узлов, характерным для большинства побегов, и он приблизительно совпадает с первым максимумом, отмеченным на косимой степи. Таким образом, на пастбище наблюдается отбор форм с меньшим числом узлов до соцветия.

Некоторые виды на выпасаемом участке редко переходят к цветению и представлены главным образом укороченными вегетативными побегами, таковы *Leucanthemum vulgare* Lam., *Filipendula hexapetala* Gilib., *Scabiosa ochroleuca* L., *Bunias orientalis* L., *Agropyron intermedium* (Host) P. B. и др., или совсем не цветут, как *Iris aphylla* L. и некоторые другие.

Литература

Большаков А. Ф. (1950). Водный режим мощных черноземов в период засухи 1946—1947 гг. Тр. Почвен. инст. им. В. В. Докучаева, XXXII. — Борисова М. А. (1954). Побегообразование и ритм сезонного развития северостепных растений (на примере растений Стрелецкой степи Курской области). Диссертация, М. — Борисова М. А. (1960). Побегообразование у некоторых видов злаков Стрелецкой степи Курской области. Уч. зап. Московск. городск. désинст. им. В. П. Потемкина, 4. — Герцык В. В. (1955). Влияние выпаса на растительность, влажность и структуру почв. Тр. Центрально-Черноземного госзаповедника. 3. — Дмитриев А. М. (1948). Луговодство с основами луговедения. — Евсеев В. И. (1949). Пастбища юго-востока. — Красовская И. В. (1925). Корневая система растений и рост ее в зависимости от внешних факторов. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 15, 5. — Смелов С. П. и А. Ф. Любская. (1940). Глубина проникновения корней в почву у луговых злаков. Вестн. с.-х. науки. Кормодобывание, 3. — Танфильев В. Г. (1936). О борьбе с тырсой на пастбище. Проблемы животноводства, 4. — Танфильев В. Г. (1940). Влияние отчуждения надземной массы на состояние многолетних степных трав. Вестн. с.-х. науки, Кормодобывание, 4.

Московский государственный
педагогический институт
им. В. И. Ленина.

(Получено 21 II 1962).

В. И. Коптев

ЛЕСНЫЕ ОПУШКИ У ПОЛЕЗАЩИТНЫХ ПОЛОС МАРИУПОЛЬСКОЙ АГРОЛЕСОМЕЛИОРАТИВНОЙ ОПЫТНОЙ СТАНЦИИ

В свое время в ботанической литературе широко обсуждался вопрос о взаимосвязи между лесной и степной растительными формациями. Выдвигались теории о наступлении леса на степь и степи на лес. Сторонники теории наступления леса на степь, С. Коржинский (1891), Г. И. Танфильев (1894), И. К. Пачоский (1917), Л. С. Берг (1947), В. В. Докучаев (1949) и другие обосновывали свое мнение примерами поселения по западинам и понижениям в ряде районов степей, а также по опушкам байрачных лесов степных кустарников, образующих заросли (так называемые «дерезняки», «вишарники» и т. д.). Эти заросли способствовали, как указывает Танфильев, «. . . энергичному выщелачиванию почвы и подготовлению ее к заселению лесными породами» (стр. 105).

«Терняки. . ., — отмечал Пачоский, — значительно влияли на изменение почвы, на которой произрастали, так как около терняков зимою образуются сугробы снега, дающие при таянии много воды, при помощи которой почва промачивается и выщелачивается на большую глубину. Ввиду этой роли терна, он, совместно с другими кустарни-

ками, образующими опушки рощ и лесов, способствует надвиганию леса на степь, изменяя предварительно почву перед поселением на ней деревьев» (стр. 269).

Указанные заросли образовывали следующие степные кустарники: терн колючий *Prunus spinosa* L., бобовник низкий *Amygdalus nana* L., спирея городчатая *Spiraea crenifolia* C. A. M., вишня степная *Prunus chamaecerasus* Jacq., чилига пушистая *Caragana frutescens* var. *mollis* Schmalh. и другие, а среди них иногда наблюдались типичные представители лесной флоры, как крушина *Rhamnus cathartica* L., боярышник *Crataegus monogyna* Jacq., груша *Pirus communis* L., яблоня *Malus silvestris* Mill., а в северной части степи даже клен татарский *Acer tataricum* L. и дуб *Quercus pedunculata* Ehrh.

Эти и ряд других фактов привели упомянутых авторов к убеждению, что «. . . в течение исторического периода леса, по своей южной границе с черноземом, вторгались и вторгаются мало по малу в степь» (Берг, 1947 : 47—48). Противники этой теории подвергли сомнению правильность вывода. Они указывали, что в естественных условиях равнинных степей все преимущества находятся на стороне травянистой растительности, и лишь по понижениям, западинам, верховьям балок, т. е. в местах с повышенным увлажнением и отличным от открытой степи микроклиматом, создаются более благоприятные условия для древесной и кустарниковой растительности. Поэтому леса в степях ютятся лишь в таких местах, а между ними и степью обычно имеется буфер из степных кустарников, наличие которых в данном случае не может служить доказательством смены степной растительной формации лесом.

В данной статье мы рассмотрим лишь данные об естественном поселении кустарниковой и древесной растительности в наиболее увлажненных участках степей (по понижениям, западинам, верховьям балок, опушкам байрачных лесов и проч.), поскольку такие факты характеризуют их природные особенности. В настоящее время, когда девственный степной покров в связи с развитием интенсивного земледелия повсеместно нарушен и границы пристепных лесов отодвинуты, природа степей, как зонального явления все же сохранилась, а значит, и свойственные ей процессы, такие, как возникновение кустарниковых зарослей или опушек, при определенных условиях могут повторяться. Такие условия возникают у полезащитных лесных полос, которые, преграждая путь зимним метелистым ветрам, собирают значительные запасы снега и способствуют превращению поверхностного стока во внутренний; а это, как показали иследования Г. М. Тумина (1930) и других, обусловливает постоянное повышенное промачивание почвогрунта и его выщелачивание в зоне расположения полос и прилегающих к ним участков распахиваемых полей. У лесных полос формируется и иной, нежели в открытой степи, микроклимат. Таким образом, у полезащитных полос складываются благоприятные условия, как некогда у опушек байрачных лесов и по откосам разного рода западин, для естественного поселения степных кустарников.

На факты появления и разрастания кустарниковых опушек у лесных полос в Каменной степи, расположенной на северной окраине степной зоны, имеются указания у А. И. Мальцева (1922), А. А. Шаповалова (1930), Н. С. Камышева (1948), Т. И. Исаченко (1950) и некоторых других авторов. Они отмечают, что ряд древесных и кустарниковых пород в искусственных лесонасаждениях обладает способностью не только возобновляться, но и расселяться. Наиболее активными из них являются *Acer tataricum*, *A. platanoides*, *A. negundo*, *Crataegus monogyna*, *Ulmus foliacaea*, *U. suberosa* и другие виды, которые расселяются с помощью семян и корневых отпрысков.

Т. И. Исаченко (1954) наблюдала продвижение древесной и кустарниковой растительности в степь на северной опушке Шипова леса и в других местах южной части лесостепной зоны.

В. Д. Александрова (1957) указывает на олуговение растительности по опушкам лесонасаждений в Сальской даче (подзона южного варианта типчаково-ковыльной степи) с последующим продвижением корневых отпрысков береста на расстояние до 12 м от опушки. Но расселения семенами как древесных, так и кустарниковых пород она не обнаружила.

Исследования М. А. Альбицкой (1960) показывают, что в искусственных лесах степной зоны УССР слагаются своеобразные условия, обеспечивающие формирование отличного, качественно нового травостоя и мертвого покрова. Н. П. Акимова (1960) и другие отмечают, что в этих насаждениях, особенно с кустарниковым подлеском, возникают достаточно благоприятные условия для естественного семенного возобновления главным образом по их опушкам.

Автором этой заметки подобные явления наблюдались у полезащитных полос в Доманевском районе Одесской области, в Казанковском и Братском районах Николаевской области и ряде других мест. Наиболее характерно они выражены на Мариупольской агролесомелиоративной опытной станции (Волновахский район Донецкой области), расположенной (по А. Б. Жукову, 1949) в переходной зоне от Донецко-Донбасской байрачной степи к безлесной степи на обыкновенном среднегумусном черноземе, подстилаемом лёссовидной глиной. Здесь, возникшие сами собой опушки имеются у большинства полос, различаясь по степени своего развития; заросли терна, образовавшиеся на опушках лесополос, вклиниваются в посевы с.-х. культур, углубляясь в поле на 15—20 м.

Изученные полосные лесонасаждения создавались в 1896—1904 гг., шириной от 9 до 40 и более метров, по древесно-кустарниковому типу смешения Г. Н. Высоцкого, с размещением посадочных рядов через 1.5, редко 1 м. Из деревьев высаживались дуб *Quercus pedunculata* — главная порода, берест *Ulmus foliacaea* Gilb., ясень обыкновен-

ный *Fraxinus excelsior* L., клен остролистный *Acer platanoides* L. и полевой *A. campestre* L.; в числе кустарников в полосы вводились: жимолость татарская *Lonicera tatarica* L., бересклет европейский *Evonymus europaea* L., клен татарский *A. tataricum* L., свидина *Cornus sanguinea* L., акация желтая *Caragana arborescens* Lam., боярышник *Crataegus monogyna* Jacq. и *oxyacantha* L., лох *Elaeagnus angustifolia* L., бирючина *Ligustrum vulgare* L., терн *Prunus spinosa* L., бузина черная *Sambucus nigra* L., крушина слабительная *Rhamnus cathartica* L. С обеих сторон полос два крайних ряда занимались только кустарниками (кленом татарским, жимолостью, бирючиной, лохом, терном).

Во время обследования полосные насаждения имели высоту от 10 до 19 м (состав их был 10Д, ед. ЯсКлБр), полноту от 0.7 до 0.9, средней густоты и густой подлесок из введенных при посадке кустарников и мертвый напочвенный покров мощностью до 2 см. Местами в насаждениях встречаются единичные экземпляры сильно угнетенного самосева кленов татарского и остролистного, ясеня обыкновенного и боярышника обыкновенного и однокосточкового.

Кустарники под пологом насаждения и в опушечных рядах, несмотря на неоднократную вырубку, не только возобновились на старых местах, но и расселились в сторону прилегающих полей, обычно с запада и юга, т. е. в местах наибольшего скопления сугробов снега, образовав опушки разной величины.

У отдельных полос такие опушки разрослись в сторону поля по всей длине полосы на следующие расстояния: на 7.5—11.5 м с отдельными выступами до 13 м, на 15 м, на 18 м, на 20 м, на 25 м и даже более чем на 30 м, при ширине древесной части полосы в 4.5 м. Разросшиеся опушки неоднократно вырубались, но вновь возобновлялись, и в период обследования были представлены густыми, часто непролазными зарослями высотою 2—2.5 м с мертвым напочвенным покровом мощностью до 2—3 см.

Строение их в основном однородное. От древостоя полосы тянется сплошная лента шириною 4—8 м из клена татарского, жимолости татарской, акации желтой, бирючины, свидины, изредка угнетенных кустов боярышника и других ранее высаженных кустарников семенного или вегетативного происхождения. У полосы № 43 появилась птелея *Ptelea trifoliata* L., а лох из насаждений выпал. Здесь же встречается редкая поросль ясеня обыкновенного на пенечках диаметром до 10 см, которая вышла из полога кустарников и имеет высоту до 3—3.5 м. Далее идут отдельные выступы (как и у некоторых других полос) и заросли терна, сплошные чистые или с кустарниками корнеотпрысковой поросли береста. Заканчиваются опушки разрозненными корнеотпрысковыми кустиками терна и береста, проникающими в посевы сельскохозяйственных культур и молодые лесокультуры. На границе опушек с полем имеются также отдельно стоящие хорошо развитые кусты боярышника высотою до 2.5 м, одиночные кусты терна и бобовника низкого *Amygdalus nana* L.

Под пологом опушек, в части, прилегающей к насаждениям, имеется редкий самосев клена татарского и остролистного, ясеня обыкновенного, единичные сильно угнетенные экземпляры боярышника обыкновенного и однокосточкового, стелющиеся отводки бересклета европейского, торчки и одно-двухлетние всходы дуба. Самосев дуба располагается под кронами окраинных деревьев на стыках крон кустарников группами до 10 штук, хорошо развит, здоров и вполне благонадежен.

Приведенный материал свидетельствует о возможности естественного поселения в степных условиях кустарниковой и древесной растительности на территории, прилегающей к искусственным полезащитным лесным полосам, и о ее произвольном расселении в сторону поля в виде сильно разросшихся опушек. На основании этих данных можно составить примерную схему появления и развития таких опушек. Нам она представляется в следующем виде.

Опушечные кустарники и развесистые кроны деревьев крайних рядов искусственных полезащитных или других насаждений затеняют почву и устилают ее мертвым покровом, что затрудняет поселение в этих местах степной травянистой растительности. Зимою у границы насаждения собираются значительные запасы снега, а летом затормаживается поверхностный сток, который в значительной части переходит во внутренний. Это приводит к повышенному увлажнению, промачиванию и постепенному выщелачиванию почвы у насаждения, в особенности у лесных полос. Поля у лесных полос беспрерывно распахиваются и природная степная растительность на них отсутствует. Этим создаются благоприятные условия для разрастания и поселения на границе лесной полосы с полем кустарников и деревьев, в первую очередь тех, которые были введены в насаждение при посадке.

Из новых поселенцев наиболее активно ведет себя терн *Prunus spinosa*. Обладая большой способностью к корнеотпрысковому размножению и светолюбием, он, поселившись на границе лесного насаждения или будучи введен при посадке, постепенно разрастается и продвигается в поле клиновидными выступами, которые со временем сливаются в сплошную заросль. В сторону насаждения терн корневых отпрысков не дает, а даже, как бы стараясь уйти от создаваемого им затенения и из области распространения корней, несколько отрывается от крайнего опушечного ряда. Это дает возможность кустарникам ранее образовавшейся опушки и проникшим в нее из центральных рядов насаждения разрастаться по его следам. Образуя отводки (*Ligustrum vulgare*, *Cornus sanguinea*, *Evonymus europaea* и др.) и распространяясь семенами (*Acer tataricum*, *Caragana arborescens*, *Ptelea trifoliata* и др.), они медленно двигаются вслед за терном.

В свою очередь лесные кустарники, расположенные у насаждения, с увеличением возраста последнего все больше угнетаются развесистыми кронами и далеко идущими в сторону поля поверхностными корнями крайнего древесного ряда. Это приводит к ослаблению кустарников, и они изреживаются. Под изреженным пологом кустарниковой опушки появляются всходы уже древесных пород — дуба *Quercus pedunculata*, ясеня обыкновенного *Fraxinus excelsior*, остролистного клена *Acer platanoides* и других, введенных при посадке в состав этого или вблизи расположенного насаждения.

Отсутствие степной растительности, хорошее увлажнение, богатство почвы и притенение от солнцепека благоприятно сказывается на развитии всходов древесных пород, и они при дальнейшем изреживании кустарниковой опушки смогут выйти из-под кустарникового полога. Примером этого может служить ясень обыкновенный, который поселился в северной опушке № 43 и уже вышел из-под ее полога.

Берест *Ulmus foliacaea* Gilib., который с помощью корневых отпрысков выходит из насаждения в опушку, а затем продвигается в поле, и бобовник *Amygdalus nana*, поселяющийся на границе опушки с полем, играют в этом процессе примерно такую же роль, как и терн. Несколько иное влияние оказывает боярышник *Crataegus monogyna* и *C. oxyacantha* L., который, обладая большим светолюбием, поселяется единичными экземплярами по самому урезу опушки или рядом с нею в поле и вырастает в широкие густо облиственные кусты. Под защитою их крон поселяются другие кустарники, которые выносят верхушечное затенение (на это указывает и Исаченко, 1950, 1954). Вырастая, они окружают боярышник сплошным кольцом и угнетают его, превращая хорошо развитый куст в одиноко стоящий, слабо облиственный побег, впоследствии отмирающий. На этом, поскольку боярышник не размножается вегетативным путем, и заканчивается его роль в образовании опушки.

Разрастание опушек у полезащитных лесных полос и других насаждений в хозяйственном отношении представляется явлением отрицательным, так как приводит к потере значительного количества ценных пахотнопригодных земель. Ввиду того, что уничтожение таких опушек связано с большими трудностями, нужно с самого начала создания полезащитных лесных полос, да и других насаждений, предупреждать их появление и разрастание. Для этого не следует вводить в состав культур, и особенно в их крайние ряды, корнеотпрысковые породы; периодическим распахиванием закрайков с момента закладки лесных культур надо содержать их в чистом от растительности состоянии; строго соблюдать границы полей и дорожной сети у насаждений и для облегчения этого мероприятия вводить в крайние ряды лесных полос древесные породы с узко развесистой кроной или же практиковать своевременную обрезку нижних ветвей у деревьев.

Литература

Акимова Н. П. (1960). Естественное семенное возобновление древесных и кустарниковых пород в искусственных лесах степной зоны Украины. В сб.: Искусств. леса степн. зоны Украины. — Александрова В. Д. (1957). Травяной покров в лесных насаждениях и на степных полянах и опушках в Сальской даче Ростовской области. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 9. — Альбицкая М. А. (1960). Основные закономерности формирования травяного покрова в искусственных лесах степной зоны УССР. В сб.: Искусств. леса степн. зоны Украины. — Берг Л. С. (1947). Климат и жизнь. — Докучаев В. В. (1949). Наши степи прежде и теперь. Избр. соч., II. — Жуков А. Б. (1949). Дубравы УССР и способы их восстановления. Дубравы СССР, I. — Исаченко Т. И. (1950). О естественном расселении древесно-кустарниковых пород в Каменной степи. Бот. журн., 3. — Исаченко Т. И (1954). Травяной покров в лесных посадках Каменной степи Воронежской области. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 9. — Камышев Н. С. (1948). Динамика растительного покрова степной залежи в условиях Каменной степи. Тр. Воронежск. гос. унив., XVI, 1. — Коржинский С. (1891). Северная граница черноземно-степной области восточной полосы европейской России. Тр. Казанск. общ. естествоиспыт., XXII. — Мальцев А. И. (1922). Фитосоциологические исследования в Каменной степи. Тр. Бюро по прикл. бот. и селекц., XIII, 2. — Пачоский И. К. (1917). Описание растительности Херсонской губернии, II. Степи. — Танфильев Г. И. (1894). Пределы лесов на юге России. Тр. экспед. снаряжен. лесн. департ. под руковод. проф. Докучаева, II, 1. — Тумин Г. М. (1930). Влияние лесных полос на почву в Каменной степи. — Шаповалов А. А. (1930). Влияние состава насаждений на развитие древесных пород в лесных полосах Каменной степи. Тр. Всес. акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина. Инст. землед. Каменностепн. опытн. ст. им. Докучаева.

Украинский
научно-исследовательский
институт лесного хозяйства
и агролесомелиорации,
г. Харьков.

(Получено 12 VII 1962).

В. В. Седов

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ФЛОРЫ ПОЙМЫ РЕКИ ЗЕРАВШАН

С 2 рисунками

Обобщение наших наблюдений и данных других исследователей позволяет осветить некоторые закономерности распределения флоры в пойме р. Зеравшан, связанные с вертикальной поясностью и эколого-топографической дифференцировкой этого района. Знание указанных закономерностей будет полезным при реализации планов комплексного использования растительных богатств Зеравшанского бассейна.

Исследованный район расположен в той части бассейна Зеравшана, которая приходится на Самаркандскую и Бухарскую области Узбекской ССР и Пенджикентский район Таджикистана. Он имеет протяжение около 440 км при ширине в 1.5—2.5 км. Направление стока реки на этом участке широтное — с востока на запад.

Нами изучались террасы долины, периодически заливаемые полыми водами реки или подтапливаемые грунтовыми водами, связанными с колебаниями режима речного стока.

Растительность здесь представлена тугайным типом, включающим древесные, кустарниковые и травянистые фитоценозы, связанные с аллювиальным режимом р. Зеравшан.

На основании собранного гербарного материала и литературных данных (Флора Узбекистана 1941, 1953, 1955; Гранитов, 1950; Комаров, 1954; Закиров, 1955, и др.) мы выявили в пойме Зеравшана 393 вида высших растений. Систематический состав этой флоры показан в табл. 1.

По группам высших сосудистых растений виды распределяются весьма неравномерно. 387 видов принадлежат к цветковым растениям, 3 вида к типу папоротников, 2 — к членистым и 1 вид к мохообразным.

ТАБЛИЦА 1

Систематический состав флоры поймы р. Зеравшан

Семейства	Количество		Процент от количества всех видов флоры	Семейства	Количество		Процент от количества всех видов флоры
	родов	видов			родов	видов	
Gramineae	37	57	14.50	*Convolvulaceae*	2	2	0.51
Compositae	24	39	9.39	*Dipsacaceae*	2	2	0.51
Cyperaceae	14	32	8.14	*Elaeagnaceae*	2	2	0.51
Leguminosae	15	27	6.87	*Polypodiaceae*	2	2	0.51
Chenopodiaceae	11	26	6.62	*Zygophyllaceae*	2	2	0.51
Cruciferae	18	21	5.35	*Frankeniaceae*	1	2	0.51
Boraginaceae	11	13	3.31	*Lythraceae*	1	2	0.51
Polygonaceae	4	13	3.31	*Plantaginaceae*	1	2	0.51
Ranunculaceae	5	10	2.55	*Equisetaceae*	1	2	0.51
Scrophulariaceae	6	9	2.30	*Araceae*	1	1	0.25
Salicaceae	2	9	2.30	*Apocynaceae*	1	1	0.25
Caryophyllaceae	6	8	2.03	*Asclepiadaceae*	1	1	0.25
Juncaceae	1	8	2.03	*Butomaceae*	1	1	0.25
Tamaricaceae	2	7	1.75	*Amarantaceae*	1	1	0.25
Typhaceae	1	7	1.75	*Datiscaceae*	1	1	0.25
Umbelliferae	6	6	1.75	*Euphorbiaceae*	1	1	0.25
Labiatae	5	6	1.52	*Geraniaceae*	1	1	0.25
Rosaceae	3	6	1.52	*Halorrhagidaceae*	1	1	0.25
Malvaceae	3	6	1.52	*Iridaceae*	1	1	0.25
Plumbaginaceae	2	6	1.52	*Nymphaeaceae*	1	1	0.25
Solanaceae	4	5	1.25	*Orobanchaceae*	1	1	0.25
Orchidaceae	4	4	1.02	*Polytrichaceae*	1	1	0.25
Primulaceae	4	4	1.02	*Ophioglossaceae*	1	1	0.25
Potamogetonaceae	2	4	1.02	*Juncaginaceae*	1	1	0.25
Papaveraceae	3	3	0.76	*Rutaceae*	1	1	0.25
Liliaceae	2	3	0.76	*Resedaceae*	1	1	0.25
Rubiaceae	2	3	0.76	*Sparganiaceae*	1	1	0.25
Cuscutaceae	1	3	0.76	*Thymelaeaceae*	1	1	0.25
Gentianaceae	1	3	0.76	*Verbenaceae*	1	1	0.25
Onagraceae	1	3	0.76				
Berberidaceae	2	2	0.51	Итого	287	393	100
Alismataceae	2	2	0.51				

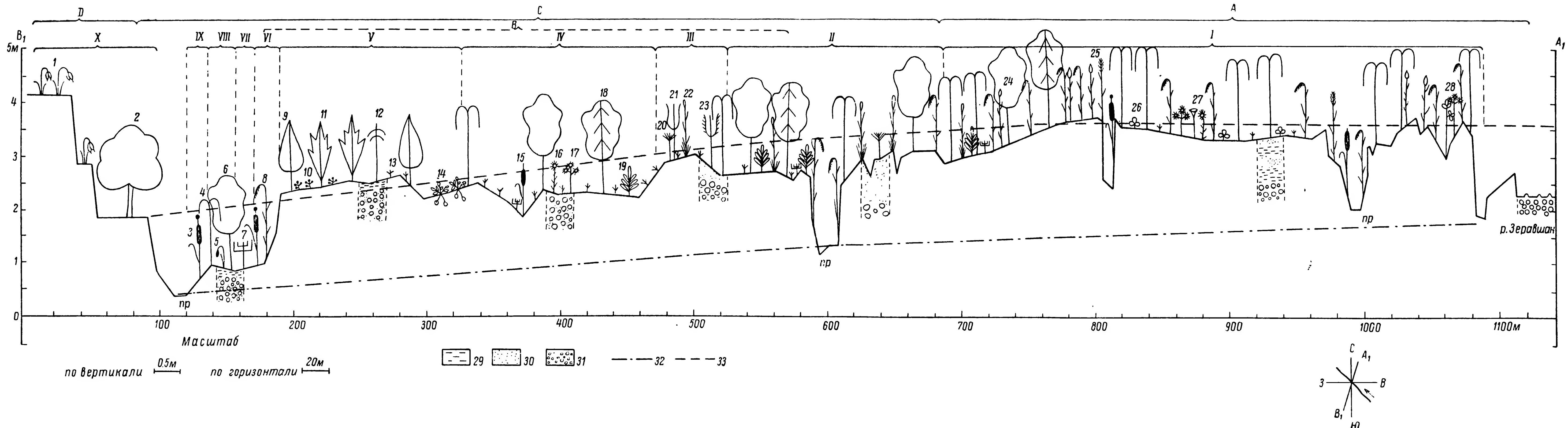


Рис. 1. Нивелирный поперечный профиль № 11 поймы р. Зеравшан в 17-м квартале Саразмского тугая Пенджикентского лесхоза.

1 — Oryza sativa; 2 — Morus alba; 3 — Typha laxmannii; 4 — Salix spp.; *5 — Carex songarica; 6 — Elaeagnus angustifolia; 7 — Equisetum ramosissima; 8 — Phragmites communis; 9 — Fraxinus* sp.; *10 — Solanum nigrum; 11 — Populus alba; 12 — Ailanthus glandulosa; 13 — Cynodon dactylon; 14 — Solanum tuberosum; 15 — Typha pallida; 16 — Erigeron canadensis; 17 — Inula britanica; 18 — Hippophae rhamnoides; 19 — Glycyrrhiza glabra; 20 — Daucus carota; 21 — Tamarix ramosissima; 22 — Erianthus purpurascens; 23 — Tamarix arceuthoides; 24 — Calamagrostis pseudophragmites; 25 — Saccharum spontaneum; 26 — Trifolium repens; 27 — Epilobium hirsutum; 28 — Melilotus alba.* Почвогрунты *29* — глинистые; *30* — песчаные; *31* — галечниковые; *32* — срочный уровень грунтовых вод; *33* — многолетний средний максимальный уровень полых вод. Растительные группировки: *I* — ивовые ассоциации; *II* — лоховые ассоциации; *III* — асс. Tamarix arceuthoides; *IV* — древесно-разнотравные ассоциации; *V* — лесокультуры и картофельное поле; *VI—IX* — рогозово-тростниковые ассоциации; *X* — рисовые поля и сады. Области поймы и другие формы рельефа; *А* — прирусловая пойма; *В* — элементы центральной поймы; *С* — притеррасная пойма; *Д* — надпойменные террасы; *пр* — проток.

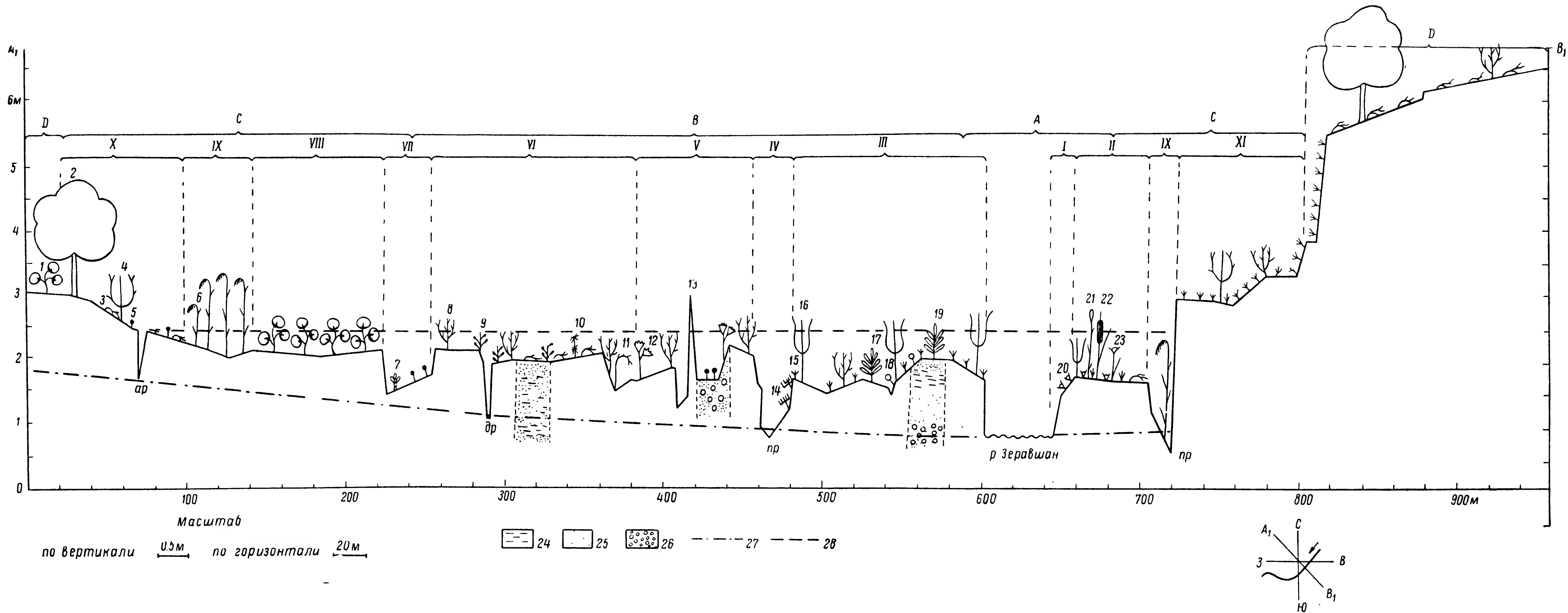


Рис. 2. Нивелирный поперечный профиль № 5 поймы р. Зеравшан у Хазаринского створа.

1 — *Gossypium hirsutum*; 2 — *Morus alba*; 3 — *Phragmites communis* (галофитная, стелющаяся форма); 4 — *Halimodendron halodendron*; 5 — *Aeluropus litoralis*; 6 — *Phragmites communis* (озерноболотная форма); 7 — *Salicornia herbacea*; 8 — *Alhagi sparsifolia*; 9 — *Salsola minkwitzae*; 10 — *Frankenia pulverulenta*; 11 — *Limonium reniforme*; 12 — *Artemisia vulgaris*; 13 — эфемеры; 14 — *Equisetum ramosissima*; 15 — *Cynodon dactylon*; 16 — *Tamarix ramosissima*; 17 — *Goebelia alopecuroides*; 18 — *Glaux maritima*; 19 — *Glycyrrhiza glabra*; 20 — всходы; 21 — *Calamagrostis dubia*; 22 — *Typha pallida*; 23 — *Juncus brachytepalus*. Почвогрунты: 24 — глинистые; 25 — песчаные; 26 — гравийно-галечниковые; 27 — срочный уровень грунтовых вод; 28 — многолетний средний максимальный уровень полых вод. Растительные группировки *I—II* — неоформившиеся группировки свежего аллювия; *III* — **Tamarix ramosissima—Cynodon dactylon**; *IV* — **Equisetum ramosissima**; *V* — **Alhagi sparsifolia — Artemisia vulgaris**; *VI* — **Alhagi sparsifolia—Salsola minkwitzae**; *VII* — **Aeluropus litoralis—Salicornia herbacea**; *VIII* — хлопковое поле; *IX* — **Phragmites communis**; *X* — **Aeluropus litoralis**; *XI* — **Cynodon dactylon**. Области поймы и другие формы рельефа: *A* — прирусловая пойма; *B* — центральная; *C* — притеррасная; *Д* — надпойменная терраса; *пр* — проток; *др*—дрена; *ар* — арык.

Флора поймы Зеравшана относительно богата видами. Они составляют 14.69% от всех видов флоры бассейна этой реки (2674 вида по Закирову, 1951), в то время как площадь поймы равна только 6.5% площади всего бассейна. Еще ярче выступает флористическое богатство поймы при сравнении с флорой высотных поясов чуль и адыр, в пределах которых расположен исследованный район.

По спектру жизненных форм пойма Зеравшана имеет некоторые отличия от северных рек Советского Союза. При сохранении господства многолетних трав здесь благодаря аридности климата заметно возрастает за счет эфемеров и солянок количество однолетников (Шенников, 1938). В целом спектр выглядит следующим образом:

Однолетники	165	видов	(42%)
Двулетники	15	»	(3.8)
Многолетние травы	185	»	(47)
Кустарники	19	»	(4.9)
Деревца и деревья	9	»	(2.3)
Итого	393	вида	(100%)

Видовое богатство и своеобразие спектра жизненных форм растений поймы Зеравшана создалось за счет интенсивного видообразовательного процесса, развернувшегося здесь после того, как началось отступление вод Тетиса и островная мезофильная флора получила возможность количественного (пространственного) и качественного развития. Если при этом учесть, что бассейн Зеравшана раньше других территорий Туранской провинции освободился из-под вод Тетиса и что он лежит на пути миграций арктоальпийской, центральноазиатской, палеотропической и средиземноморской флор, то станет вполне понятным обилие видов, отмечаемых в этом районе. Обогащение флоры усиливалось благодаря гидроморфности пойменных местообитаний (при общем ксеротермическом режиме провинции в целом).

Из особенностей современного периода развития флоры и растительности поймы Зеравшана необходимо отметить влияние человека. Это влияние зашло так далеко, что местами естественная флора почти полностью вытеснена адвентивными видами. К положительным изменениям пойменной флоры под воздействием человека надо отнести изменения, обусловленные лесомелиоративными работами и освоением поймы под полевые и садовые культуры. В настоящее время благодаря зарегулированию стока большие площади поймы заняты самыми различными культурами — начиная от бахчевых и кончая хлопчатником. Однако эти площади и соотношения между культурами еще в значительной мере зависят от влажности года.

Распределение видов на территории исследованного района обусловливается в первую очередь наличием двух высотных поясов — чуль и адыр, возникших в процессе альпийского орогенеза. Первый пояс входит в Южнопустынный фитогеографический округ, а второй в Южнотуркестанский (Коровин, 1958). Абсолютные отметки первого пояса в пределах исследованного района 150—550 м, второго — 550—950 м. Общая физико-географическая и ботаническая характеристика поясов достаточно полно дана в работах К. З. Закирова (1947, 1951, 1955).

Отмеченные нами 393 вида по высотным поясам распределяются следующим образом: 186 видов (47.4%) свойственны только пойме пояса адыр; 158 видов (40.2%) — пойме пояса чуль и 49 видов (12%) являются общими для обоих поясов.

Необходимо указать на слабую изученность пойменной растительности Зеравшана. Это положение в полной мере распространяется и на закономерности распределения ее видового состава по элементам поймы.

Неоднократная инструментальная нивелировка поперечного профиля поймы Зеравшана и почвенно-геоботанические описания нивелирных ходов показывают определенную зависимость размещения видов растений от мезо- и микрорельефа пойменной террасы.

На поперечных профилях поймы четко вырисовывается 3 части, отличающиеся по эколого-топографической характеристике и составу обитающих на них растений. У В. Р. Вильямса (1949) эти части получили название областей поймы — прирусловой, центральной и притеррасной. А. П. Шенников (1938), исходя из экологического анализа делит пойму на зоны — приречную, среднюю и приматериковую.

Особенности микрорельефа, почво-грунтов и своеобразие режима увлажнения значительно усложняют распределение растений по поперечнику поймы. Детальное изучение закономерностей распределения флоры по поперечному профилю с учетом мезо- и микрорельефа, а также условий увлажнения позволяет, обобщая схемы Вильямса и Шенникова, установить в пойме Зеравшана следующую эколого-топографическую дифференцировку (см. также рис. 1—2):

I. Прирусловая пойма

1) постоянно увлажненные местообитания,
2) периодически увлажняемые местообитания.

II. Центральная пойма

1) постоянно увлажненные местообитания,
2) периодически увлажняемые местообитания.

III. Притеррасная пойма

1) постоянно увлажненные местообитания.
2) периодически увлажняемые местообитания.

Выделенные элементы поймы имеют следующие эколого-топографические отличия.

Прирусловая пойма — самая высокая часть пойменной террасы, имеет развитый мезо- и микрорельеф, слоистые почвогрунты с неразвитыми песчаными почвами, часто с примесью гальки. Дренаж этой части поймы наиболее полный, заболоченность наименьшая. Высокие гривы быстро пересыхающие.

Центральная пойма — средняя по высоте часть, со слабо выраженным микрорельефом, возможно умеренное поверхностное засоление. Почвы Центральной поймы дерновые, супесчано-суглинистые, плодородные. Возможно освоение этой части поймы под сельскохозяйственные культуры.

Притеррасная пойма — самая низкая часть поймы, с ровной поверхностью, грунтовые воды находятся близко к поверхности, периодически выклиниваются. Почвы этой части более тяжелого механического состава, развитые, потенциально наиболее плодородные. В поясе чуль притеррасная пойма часто осваивается под сельскохозяйственные культуры.

Принадлежность флоры исследованного района к двум фитогеографическим округам и значительные отличия эколого-топографических элементов поперечного профиля поймы приводят нас к необходимости дать более детальную характеристику флоры и закономерностей ее распределения в соответствии с выделенными вертикальными поясами.

Флора поймы пояса адыр

Флора поймы Зеравшана в пределах пояса адыр насчитывает, по нашим данным, 211 видов. Это составляет 53.7% от общего количества видов флоры исследованного района и 18.92% от флоры всего пояса адыр, для которого К. З. Закиров (1951) приводит 1115 видов.

На поперечном профиле поймы в этом поясе хорошо развиты 2 эколого-топографические области — прирусловая и притеррасная. Центральная пойма развита слабо. Объясняется это многими причинами, из которых важнейшими являются: 1) большие скорости стока, 2) огромное количество грунтовых вод и 3) особенности почвогрунта. Все это на фоне континентальности климата и создает своеобразие профиля. Общая форма профиля выпуклая, с рекой на вершине. Его особенности видны на рис. 1.

Не имея возможности в силу малого объема статьи описать распределение всех видов флоры в соответствии с принятой схемой эколого-топографической дифференцировки поймы, мы ограничимся данными о распределении ведущих представителей этой флоры (табл. 2).

Вся флора, выявленная автором, распределяется по вышеизложенной схеме следующим образом: в прирусловой пойме на постоянно увлажненных местообитаниях обитают 32 вида, из них 8 древесных и кустарниковых форм, 12 травянистых многолетников, 9 однолетников и 3 двулетника. В местообитаниях с периодическим увлажнением насчитывается 51 вид, из которых 9 — деревья и кустарники, 13 — многолетние травы, 26 однолетников и 3 двулетника. Сильное увеличение числа однолетников происходит за счет эфемеров, поселяющихся здесь на повышенных элементах рельефа.

Центральная пойма в местообитаниях с постоянным увлажнением населена 44 видами, из них 3 — деревья и кустарники, 27 — многолетние травы, 10 — однолетников и 4 двулетника. На местообитаниях центральной поймы с периодическим увлажнением имеется 45 видов, из которых 5 — деревья и кустарники, 25 — травянистые многолетники, 9 однолетников и 6 двулетников; притеррасная зона имеет 34 вида; из них 23 вида (2 — деревья и кустарники, 16 — многолетние травы, 3 однолетника и 2 двулетника) обитают на постоянно увлажненных, часто затопленных местообитаниях и только 11 видов (2 — деревья и кустарники, 3 — многолетние травы, 5 однолетников и 1 двулетник) обитают на периодически увлажняемых (затопляемых) местообитаниях.

Флора поймы пояса чуль

Флора поймы Зеравшана в пределах вертикального пояса чуль насчитывает 182 вида или 46.3% от всех видов флоры исследованного района. По отношению к флоре пояса чуль, для которого К. З. Закиров (1951) приводит 695 видов, это составляет 26.6%.

Поперечный профиль поймы (рис. 2) этого пояса характеризуется слабым развитием прирусловой эколого-топографической зоны. Преобладающее значение здесь имеют периодически увлажняемые местообитания центральной и притеррасной зон. Пойма пояса чуль более разработана и часто нивелируется с водораздельными пространствами.

ТАБЛИЦА 2

Эдификаторы флоры поймы пояса адыр и закономерности их распределения по поперечному профилю[1]

Наименование растений	Прирусловая зона		Центральная зона		Притеррасная зона	
	I	II	I	II	I	II
Древесные и кустарниковые виды						
Elaeagnus angustifolia L.	—	—	—	+++	—	++
Hippophae rhamnoides L.	++	++++	++	—	—	—
Populus pruinosa Schrenk	+	++	—	+	—	—
Salix blackii Görz.	+++	—	—	—	—	—
S. blackii×*S. coerulea* Görz.	+++	—	—	—	—	—
S. olgae Rgl.	+++	—	—	—	—	—
S. songarica Anderss.	++++	—	++	—	—	—
S. wilhemsiana M. B.	—	++	+	—	—	—
Clematis orientalis L.	—	++	—	++	—	—
Tamarix arceuthoides Bge.	—	++	—	—	—	—
T. ramosissima Pall.	—	—	—	+	—	—
Многолетние травянистые виды						
Calamagrostis pseudophragmites Koel.	++	++++	++	+	—	—
C. epigeoides (L.) Roth	—	—	+	—	++	—
C. dubia Bge.	—	—	++	—	++	—
Carex songorica Kar. et Kir.	—	—	++	—	++	—
Cynodon dactylon (L.) Pers.	—	—	—	++	++	—
Elytrigia repens (L.) Desv.	—	—	++	+++	—	++
Equisetum ramosissima Desf.	—	—	+++	—	++	—
Erianthus purpurascens Anderss.	+	++	—	++++	—	—
Epilobium adnatum Gris.	—	—	—	—	++	—
E. hirsutum L.	—	—	++	—	л	—
Epipactis palustris (L.) Cr.	—	—	++	—	—	—
Juncus brachythepalus V. Krocz. et Contsch.	—	—	++	—	+	—
Glycyrrhiza glabra L.	—	—	—	++	—	—
Mentha silvestris L.	++	—	++	—	+	—
Plantago major L.	++	—	—	++	—	—
Phragmites communis Trin.	+	++	+	+	++++	+++
Potentilla reptans L.	—	—	+	++	+	—
Saccharum spontaneum L.	+	++++	—	—	+	—
Typha angustifolia L.	—	—	—	—	+++	—
T. laxmanii Lepech.	—	—	—	—	+++	—
T. minima Funk.	++++	—	++	—	—	—
Двулетние виды						
Daucus carota L.	—	—	—	+++	—	++
Inula caspica Blum.	++	—	+++	++	+	—
Melilotus alba Desr.	+	+	++	—	—	—
Однолетние виды						
Erigeron canadensis L.	—	—	++	+	—	—
Thymelaea passeriana Coss. et Germ.	—	—	—	++	—	—

[1] Условные знаки во 2-й и 3-й таблицах; I — постоянно увлажненные местообитания, II — периодически увлажняемые местообитания, (—) — вид отсутствует, (+) — наименьший балл обилия, (++++) — высший балл обилия.

В литературе (Дробов, 1950) высказывается мнение, что в поймах рек пустынной Средней Азии определяющим фактором распределения флоры и растительности является степень засоления. Придавая засолению большое значение, мы считаем, что в поймах это явление вторичное, возникающее в процессе воздействия человека. Гидрологическими исследованиями (Решеткина, 1955) установлена пресность грунтовых вод всего бассейна Зеравшана, не говоря уже о пойме. Засоление здесь периодическое и только поверхностное, в пределах 0—3 (5) см.

Е. П. Коровин (1935 : 7) указывает, что для поселения *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) MB. слой засоления должен быть порядка 10 см. При дальнейшем увеличении засоления поселяются другие многолетние галофиты. М. Г. Попов в 1927 г. в одной из рукописных работ намечал деление долины Зеравшана на участки по степени засоленности. Эдификаторами пойменной (тугайной) растительности он называет не солянок, а облепиху и тугайный тополь. Наши исследования приводят к выводу, что засоление в пойме Зеравшана — явление привходящее. Поэтому галофиты здесь представлены в ограниченном количестве однолетними и корневищными формами.

В соответствии с принятой эколого-топографической схемой флора поймы высотного пояса чуль распределяется следующим образом.

Прирусловая пойма на местообитаниях с постоянным увлажнением имеет 11 видов, из них древесных и кустарниковых 3, многолетних травянистых 3, однолетних 5. На периодически увлажняемых местообитаниях произрастают 12 видов растений, из которых древесных и кустарниковых 6, многолетних травянистых 2 и однолетников 4 вида.

Центральная пойма насчитывает 60 видов. 19 из них характерны для местообитаний с постоянным увлажнением (древесных и кустарниковых 1 вид, многолетних трав 6 и однолетних 12 видов, последние главным образом из сем. Маревых). На местообитаниях периодически увлажняемых встречается 41 вид, из которых 8 древесных и кустарниковых, 18 травянистых многолетников и 15 однолетников.

Наиболее богата флора притеррасной поймы. Здесь насчитывается 94 вида, из них 35 видов на постоянно влажных местообитаниях и 59 на периодически увлажняемых. Особенно заметную роль играют однолетние представители сем. Маревых; всего здесь имеется 39 видов, многолетних трав только 33 вида, а древесных и кустарниковых форм 11 видов, главным образом на периодически увлажняемых местообитаниях.

В табл. 3 показано распределение ведущих видов флоры поймы пояса чуль по поперечному профилю.

При сравнительном анализе данных по флоре выделенных высотных поясов обнаруживается, что виды, представленные только в каком-либо одном из поясов, обитают обычно по всему поперечнику поймы и, кроме того, распространяются по конвергентным местообитаниям всего пояса. При переходе пойменных видов пояса адыр в пояс чуль они, как правило, локализуются в прирусловой области. Виды пояса чуль при переходе в адыр ведут себя иначе. Они постепенно перемещаются сначала в притеррасную часть, а затем выходят из поймы на вышележащие террасы.

Однако такие виды, как *Populus pruinosa* Schrenk, *Erianthus purpurascens* Anderss. и некоторые другие, широко распространенные в поясе чуль, не укладываются в отмеченные закономерности. *P. pruinosa* в пределах Зеравшанского бассейна распространен в обоих высотных поясах. В поясе чуль он обитает не только в пойме, но даже в местах, почти потерявших связь с рекой. Так, мы его видим в понижениях песчаного массива Сундукли, по откосам коллекторов и арыков, в садах Бухарской области и т. д. При переходе в пояс адыр распространение этого вида постепенно локализуется сначала в пределах всей поймы, выше Самарканда в области прирусловой поймы, а в районе Пенджикента (950 м над ур. м.) только на песчано-галечниковых русловых наносах.

Такой же характер распространения в пределах долины Зеравшана имеет и единственный в Средней Азии вид рода *Erianthus* — *E. purpurascens* (*E. ravennae*).

Анализ приведенных примеров заставляет предполагать, что *P. pruinosa*, *E. purpurascens* и некоторые другие виды со сходным характером распространения являются здесь порождением аллювиальных процессов, имевших место в прошлом на территории тропических и субтропических стран, северной границей которых была и есть южная часть Средней Азии. Изменение климата в сторону аридности, оледенения четвертичного периода и сокращение гидрографической сети привели к локализации их ареалов в пределах территорий, связанных с гидрорежимом современных рек юга Средней Азии. Современная приуроченность этих видов к определенным, весьма специфическим условиям может служить показателем того, что они зародились и эволюционировали в подобных же условиях.

Выявленные закономерности распределения флоры в пойме Зеравшана, наличие в ней антропогенных, в том числе и культурных элементов, позволяют подвести некоторую теоретическую основу под ее обогащение и реконструкцию. Для правильного проведения реконструкции необходимо учитывать: во-первых, поясные особенности, возникшие в процессе исторического развития бассейна, во-вторых, особенности поперечного профиля, определяемого деятельностью речного стока и, в-третьих, имеющийся опыт по освоению поймы.

В поясе адыр, где река еще блуждает и пойма систематически подвергается эрозионным процессам, целесообразно принять меры к восстановлению естественного

ТАБЛИЦА 3

Эдификаторы флоры поймы пояса чуль и закономерности их распределения по поперечному профилю

Наименование растений	Прирусловая зона		Центральная зона		Притеррасовая зона	
	I	II	I	II	I	II
Древесные и кустарниковые виды						
Populus diversifolia Schrenk	—	++++	—	+++	—	++
P. pruinosa Schrenk	—	—	—	++	—	++
Salix songarica Anderss.	+++	—	+	—	—	—
Halimodendron halodendron (Pall.) Voss.	+	++	—	+++	—	++++
Lycium ruthenicum L.	—	+	—	++	—	+++
Tamarix hispida Willd.	—	—	—	—	—	+++
T. ramosissima Pall.	—	++	—	++++	—	—
Многолетние травянистые виды						
Aeluropus litoralis (Gouan.) Parl.	—	+	—	++++	—	+++
Alhagi sparsifolia Shap.	—	—	—	++	—	+++
Bolboschoenus maritimus (L.) Pall.	—	—	+	—	++	—
Calamagrostis dubia Bge.	++++	—	—	—	—	—
Cynodon dactylon (L.) Pers.	—	—	—	++++	—	—
Erianthus purpurascens Anderss.	—	—	—	++	—	+++
Frankenia hirsuta L.	—	—	—	+++	++	—
Glycyrrhiza glabra L.	—	++	++	++++	—	—
Glaux maritima L.	—	—	—	+++	—	—
Imperata cylindrica (L.) P. B.	—	—	—	+++	—	—
Iris sogdiana Bge.	—	—	—	+++	—	+++
Karolinia caspica Less.	—	—	—	++	—	+++
Limonium otolepis (Schrenk) Ktze.	—	—	—	+++	—	—
Limonium reniforme (Girard.) Lincz.	—	—	—	+++	—	—
Phragmites communis Trin.	+++	—	—	+++	++++	++
Taraxacum turkestanica S. Koval.	—	—	—	+++	—	—
Typha laxmannii Lepech.	++++	—	—	—	—	—
Zygophyllum fabago L.	—	—	—	++	—	+++
Однолетние виды						
Artemisia annua L.	++	—	++	—	—	—
Echinochloa crus galli (L.) R. et Sch.	++	—	++	—	—	—
Mulgedium tataricum (L.) DC.	—	—	—	+++	—	—
Microrhynchus fallax Jaub. et Spach.	—	—	+++	—	—	—
Polygonum corrigioloides J. et Sp.	—	—	—	—	—	+++
Psylliostachys anceps (Rgl.) Roshk.	—	—	—	—	—	+++
Salicornia herbacea L.	—	—	+++	—	++++	—
Salsola minkwitziae Eug. Kor.	—	—	++++	+++	—	—
Suaeda drepanophylla Litw.	—	—	++	—	+++	—
S. paradoxa Bge.	—	—	+++	++	—	—

растительного покрова с последующими его обогащением и реконструкцией. В нижней части пояса адыр, где мелкоземистые отложения более или менее стабилизировались, возможны посадки древесных пород и посевы полевых культур. Следует избегать посевов риса, так как в этом случае накопление мелкоземистых осадков, выделяющихся из поливной воды, не компенсирует их вымывания из нижней части почвенного горизонта в глубь галечниковой подстилающей толщи.

В поясе чуль, где в пойме преобладают процессы, в результате которых центральная и притеррасная части ее выходят из-под влияния полых вод, а мелкоземистый слой достигает значительной мощности, работы по обогащению флоры и реконструкции растительности могут вестись повсеместно. Однако длительное использование поймы под полевые культуры, как правило, ведет к ее засолению. Наличие в пойме этого пояса отдельных экземпляров и групп шелковицы, урюка и других древесных растений приводит нас к выводу, что здесь полеводство необходимо сочетать с посадками древесных пород. Оказывая более сильное влияние на микроклимат, нежели полевые культуры и понижая уровень грунтовых вод, древесные насаждения будут значительно сокращать процессы засоления. Можно рекомендовать широкое распространение опыта колхоза «Октябрь» Саятского сельсовета Каракульского района по созданию древесно-травянистых тугаев путем рубки туранги в возрасте 12—15 лет и прореживания. Такие тугаи в условиях Зеравшанской долины представляют значительный интерес как закрепители берегов, источники древесины и место выпаса крупного рогатого скота.

Литература

Вильямс В. Р. (1949). Почвовед., Изд. 6. — Гранитов И. И. (1950). Карта растительности Юго-Западных Кзыл-Кумов. — Дробов В. П. (1950). Тугайная древесная и кустарниковая растительность Каракалпакской АССР. Матер. по производит. силам Узбекистана, 1, Каракалпакск. АССР. — Закиров К. З. (1947). К проблеме зональности и терминологии ботанической географии в Средней Азии. Высотные пояса долины Зеравшана. Бюлл. САГУ, 25, Юбилейный. — Закиров К. З. (1951). Флора и растительность бассейна Зеравшана. Автореф. диссерт. — Закиров К. З. (1955). Флора и растительность бассейна реки Зеравшан, I, растительность. — Закиров К. З. (1958). Материалы к флоре бассейна р. Зеравшан. Тр. Узб. гос. унив., 89. — Комаров В. Л. (1954). Материалы к флоре Туркестанского нагорья (бассейн Зеравшана). Избр. соч., X. — Коровин Е. П. (1934). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. — Коровин Е. П. (1935). Динамика растительности Бетпак-дала. Тр. САГУ, 26. — Коровин Е. П. (1958). Закономерности распределения растительности. В кн.: Средняя Азия. — Овчинников П. Н. (1940). К истории растительности юга Средней Азии. Сов. бот., 3. — Решеткина Н. М. (1955). Перспективы использования грунтовых вод долины Зеравшана. В сб.: Матер. научно-производств. конф. по развитию сельск. хоз. Зеравшанск. бассейна. — Русанов Ф. Н. (1947). Некоторые особенности среднеазиатских речных долин. Бюлл. АН УзССР, 7. — Седов В. В. (1959). Пойменная растительность долины Зеравшана и пути ее реконструкции. — Усманов А. У. (1953). Тугайная растительность долины р. Ангрен. — Флора Узбекистана. (1941—1955). I (1941), II (1953), III (1955). — Шенников А. П. (1938). Луговая растительность СССР. Растит. СССР, I.

Каракалпакский филиал
Академии наук Узбекской ССР,
г. Нукус.

(Получено 21 II 1962).

А. В. Домбровская

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И РОСТ КУСТИСТЫХ И ЛИСТОВАТЫХ ЛИШАЙНИКОВ В ХИБИНАХ

С 2 рисунками

Летние периоды 1960, 1961 и 1962 гг. я посвятила изучению флоры лишайников Хибинского горного массива. Одновременно велись экологические наблюдения. Наиболее важными в местных условиях являются следующие экологические факторы: свет, тепло, влага, ветер и характер субстрата.

Влияние света и тепла

Как известно, многие растения, живущие в лесах средних широт, на севере или высоко в горах, поселяются на открытых, освещенных солнцем пространствах. Существует некоторая зависимость между недостатком тепла и интенсивностью освещения местообитания. Например, обыкновенная черника в средних широтах — жи-

тель темных еловых лесов, на севере или в горах — выходит в безлесные, освещенные солнцем тундры и луга. То же самое наблюдается и в отношении лишайников. Так, *Cetraria islandica*,[1] являющаяся в более южных районах лесным видом, на севере в Хибинском горном массиве чаще встречается в горных тундрах, на открытых солнцу местах. *Parmelia physodes*, по наблюдениям В. П. Савича (1909), теневыносливый лишайник, имеющий массовое распространение в глубине леса, в Хибинах наибольшего развития достигает на открытых солнцу стволах берез и далее всех других лишайников проникает в верхнюю часть светлого березового криволесья. *Cetraria pinastri*, представитель низовой формации древесных стволов в Ленинградской области (Савич, 1909), в исследуемом нами районе растет в большом количестве на ветках ели, продвигаясь таким образом ближе к свету.

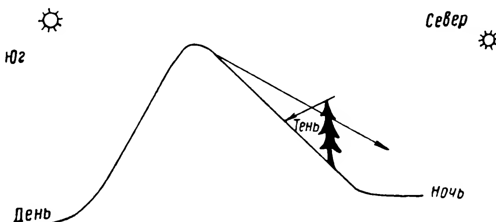


Рис. 1. Днем гора затеняет ствол дерева и склон северной экспозиции, ночью северная сторона дерева и склон освещены; южная сторона дерева является теневой и днем и ночью.

Многие напочвенные лесные лишайники, являющиеся лесными, и в условиях Хибин, поднимаясь в гору, выходят в тундру. Так, *Cladonia alpestris*, *C. mitis*, *C. rangiferina* и *Stereocaulon paschale*, будучи типичными жителями редкостойных лесов, выходят в тундровый пояс и образуют там целые группировки — кладониевые и стереокаулоновые тундры. *Peltigera canina*, которую часто можно встретить в ельниках по сырым и темным местам, встречается в горах в кустарничково-моховых и кустарничково-лишайниковых тундрах на освещенных солнцем участках. То же самое может быть сказано о *Nephroma arcticum* и *Cladonia cornuta*.

С другой стороны, тундровые лишайники в нижнем лесном поясе произрастают обычно в затененных местах. Так, например, *Sphaerophorus globosus* и *Cladonia elongata* были найдены мною в лесу, в расщелинах крупных каменных глыб, с их теневой стороны. То же явление наблюдается в отношении *Parmelia centrifuga* при продвижении ее на юг. В Ленинградской области она покрывает обычно теневые стороны крупных камней (Вэй, 1962), тогда как в Хибинах занимает их освещенные солнцем верхушки.

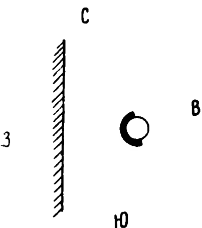


Рис. 2. *Слева* штриховкой показан горный хребет; *в середине*, в виде круга, — ствол дерева; *черным цветом* показано нахождение мхов и лишайников.

Распространенный взгляд, что лишайники селятся в основном на северных сторонах стволов, оправдывается только в некоторых случаях. Чаще же (Савич, 1909; Рассадина, 1930) лишайники располагаются либо равномерно по всему стволу, либо произрастают на подветренной его стороне (Савич, 1909). В северных условиях Хибинских гор, где солнце даже в летние месяцы в полуденные часы находится сравнительно низко над горизонтом, роль затенения выступает более ярко. Однако вследствие того, что во время вегетационного периода в июне и в июле солнце совершенно не заходит, а в начале августа ночь непродолжительна, северная и теневая стороны стволов часто не совпадают. Например, на достаточно крутых склонах гор северной экспозиции теневой стороной стволов растущих здесь деревьев может оказаться их южная сторона (рис. 1). Аналогичное явление наблюдается, например, в долине р. Кунийок. Долина эта проходит в меридиональном направлении, имея небольшой уклон на северо-восток; с обеих сторон ее тянутся горные хребты высотой до 900—1000 м над ур. м. На стволах сосен лишайники и мхи произрастают здесь с северной, западной и южной сторон, восточная же сторона, наиболее освещенная солнцем, совершенно лишена их (рис. 2).

Таким образом, нахождение лишайников на той или другой стороне ствола или замшелого камня в данных условиях зависит от микроклимата места, определяемого наличием с той или другой стороны затенения (в виде гор или отдельной крупной каменной глыбы), а также направлением и силой ветров и влажностью.

Нужно отметить, что все вышеизложенное относится только к некрупным объектам, как-то: деревья, отдельные крупные камни. Горы и горные массивы сами по себе находятся в других условиях. Здесь наиболее нагреваемыми солнцем в дневное время и летом являются склоны южной экспозиции, им присущи наиболее резкая смена температур и раннее таяние снега. Северные склоны обычно не испытывают таких резких температурных колебаний, так как ночью получают еще дополнительное солнечное освещение. Однако ночью солнце стоит над горизонтом все же ниже, чем днем, и склоны северной экспозиции получают меньше тепла. Отсюда и разница в распределении растительных поясов по склонам (подробнее об этом см.: Шляков, 1961).

---

[1] Список видов с указанием авторов находится в конце статьи.

Влияние света и тепла сказывается на распределении лишайников по камням и большим каменным глыбам, часто встречающимся в районе исследования. Лишайники, обитатели камней, могут быть разделены на следующие 3 группы.

1. Обитатели голых, сильно иссушенных солнцем участков, живущие на солнечных сторонах и на верхушках камней, каменных глыб и валунов, в местах, где не может удерживаться влага. Сюда относятся все представители рода *Gyrophora* (15 видов в нашем районе), *Parmelia stygia*, *P. centrifuga*, *P. pubescens*, *P. encausta*, *P. incurva*, *P. minuscula*, *P. sorediata*, *Cetraria hepatizon*, *C. fahlunensis*, *Stereocaulon denudatum*, *S. fastigiatum S. coralloides*. Эти лишайники встречаются во всех поясах. Однако по направлению снизу вверх их обилие и разнообразие увеличивается. Так, *Gyrophora* в лесном поясе представлена лишь 5 видами, в поясе березовых криволесий 8, а в поясе тундр 14 видами.

2. Лишайники, живущие на верхушках крупных каменных глыб в местах с несколько лучшим увлажнением, а также на полузатененных сторонах, часто на плоскостях с небольшим уклоном, совместно с мелкими мхами и на них. Это: *Sphaerophorus fragilis*, *Cladonia alpicola*, *C. cariosa*, *C. coccifera*, *C. gracilis*, *C. crispata*, *C. pyxidata*, *Stereocaulon evolutum*, *S. coralloides*, *Parmelia saxatilis*, *Cetraria nigricans*, *Cornicularia odontella*, *Thamnolia vermicularis*.

3. Лишайники, живущие на затененных участках, в расщелинах и между камнями, по пологим плоскостям камней, там, где накапливаются влага, первичная почва и произрастают мхи. Эти лишайники обычно селятся непосредственно на мхах. Здесь имеются специфические виды, в нашем районе встречающиеся преимущественно в этих местообитаниях. Это: *Nephroma parile*, *Cladonia bellidiflora*, *C. furcata*, а также очень часто *C. amaurocraea*, *C. uncialis* и целый ряд обычных почвенных лишайников.

Влияние влаги и ветра

Хибинский горный массив отличается обилием атмосферных осадков, особенно в летние и осенние месяцы (Шляков, 1961), и, с другой стороны, сильными и длительными ветрами, влекущими иногда за собой инверсию растительных поясов (Полянская, 1936). На крутых каменистых склонах, где вода не может долго задерживаться, в результате действия сильных ветров и низких температур создаются условия, способствующие развитию ксероморфных форм. А. А. Еленкин (1904), следуя Кильману (Kihlman, 1890), в горных условиях различает 3 формации лишайников по степени их выносливости к действию ветров, т. е. к сухости воздуха. Наиболее приспособленной в этом отношении является формация с преобладанием рода *Alectoria*, наименее приспособленной — Cladonia — Stereocaulon; формация Platysma — Cetraria занимает среднее место. Ту же закономерность в распределении лишайников можно наблюдать в Хибинском горном массиве.

Как известно, лишайники могут быстро отдавать заключенную в их слоевищах воду, при этом жизнь в них замирает; при увлажнении они легко воспринимают воду вновь, и жизнедеятельность их полностью восстанавливается. Б. Н. Городков (1936), ссылаясь на Штоккера (Stocker, 1927) указывает, что для жизнедеятельности лишайников необходима вода в капельножидком состоянии. Однако процесс отдачи и накопления влаги происходит у них по-разному. Это прежде всего зависит от их анатомического строения и морфологии, обусловленных местообитанием. Наиболее влаголюбивыми лишайниками являются у нас кладонии подрода *Cladina* и род *Peltigera*. Городков (1938), ссылаясь на Кильмана (1890), пишет, что лишенные корового слоя лишайники подрода *Cladina* не переносят ни суровых зимних условий с сильными ветрами и морозами при отсутствии снега, ни сухого лета. И действительно, лишенные коры *Cladina*, чрезвычайно легко и быстро впитывающие и теряющие через всю поверхность своих подециев воду, нуждаются в окружающей их влажной среде. Поэтому *Cladonia mitis* и *C. rangiferina* обычно произрастают среди мхов, переплетаясь с ними своими боковыми веточками, и воспринимают от них содержащуюся в дерновинках влагу. Однако *Cladonia alpestris*, со своими многократно, часто и густо ветвящимися губковидными подециями, сама создает себе влажную среду и не нуждается в окружении мхов. Точно так же, как *C. mitis* и *C. rangiferina*, отдельными, разбросанными среди мхов экземплярами растет и *Stereocaulon paschale*. Представители рода *Peltigera*, защищенные сверху от испарения хорошо развитой верхней корой, не погружаются полностью в моховую дернину. Слоевище их вступает с мхами или лесной подстилкой в тесный контакт своею нижней, лишенной коры войлочной поверхностью, хорошо воспринимающей влагу. Плотно прижатые, как бы сросшиеся с субстратом слоевища хорошо сохраняют воду, и мхи или подстилка под ними даже в сухие дни остаются влажными.

Таким образом, представители рода *Cladonia* с плохо развитым коровым слоем, род *Peltigera* и *Stereocaulon paschale* в местных условиях являются самыми влаголюбивыми лишайниками.

Однако с переходом к расположенным выше по склону растительным поясам условия водоснабжения меняются «. . . в местностях с холодным климатом растения часто находятся в условиях недостаточного водоснабжения. Недостаток воды здесь бывает в результате физиологической сухости влажных и холодных почв, реже физической сухости» (Шенников, 1950). Сосудистые растения, живущие в этих неблагоприятных

холодных условиях и часто обладающие ксероморфным строением, называются психрофитами. Многие лишайники оказываются здесь в аналогичных условиях и у них, несмотря на всю специфику их строения, часто наблюдаются сходные признаки. Еленкин (1904) отмечает, что «в полярных и альпийских областях за границей леса преобладают кустистые лишайниковые формации», тогда как листоватые отступают на второй план. Вместе с тем в строении лишайников появляются ксероморфные черты: сужение лопастей, сворачивание веточек в трубочку и т. д. То же самое видим мы и в Хибинском горном массиве — с поднятием в горы ксероморфизм лишайников увеличивается. Так, уже у *Cladonia amaurocraea*, *C. furcata*, *C. elongata* и *C. gracilis* var. *chordalis*, *C. cornuta* мы видим плотные сомкнутые дернинки, хорошо развитый коровой слой и шиловидные, прямо вверх направленные подеции. При таком строении в нижних частях дернинок влага удерживается хорошо, а испарение затруднено.

Далее, вверх по склону, с ухудшением водоснабжения, усугубляющимся сильными ветрами, мы видим еще более ярко выраженный ксероморфизм. Так, на смену широколопастным формам *Cetraria islandica*, растущим отдельными крупными экземплярами в березовом криволесье и в редкостойных лесах, появляются ее узколопастные формы с закрученными в трубочки лопастями, растущие компактными округлыми подушками. Появляются *Cetraria cucullata* и *C. tenuifolia* с их узкими, свернутыми в трубочки лопастями.

С переходом к каменистым тундрам мы видим сплошь группировки ксероморфных лишайников. *Cetraria nigricans*, *C. hiascens*, *Cornicularia tenuissima* образуют крупные сферические «губки» из густоперепутанных желобчатых лопастей, снабженных по краям шиповидными выростами. *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans* и *Cornicularia divergens* имеют узкие нитевидные лопасти с прочной, хорошо развитой корой, плохо отдающие влагу.

На камнях многочисленные формы рода *Stereocaulon* (в основном *S. denudatum* и *S. fastigiatum*) образуют типичные подушечные формы роста, с многократно и коротко разветвленными подециями, которые густо, вплотную усажены мелкими филлокладиями, создающими как бы кору над толстыми стволиками. Такие округлые формы могут быть сравнены с растущими на каменистых, холодных и сухих субстратах подушковидными формами сосудистых растений-криофитов.

Другие обитатели голых камней, представители родов *Gyrophora*, *Parmelia* и *Cetraria*, также борются с недостатком влаги. У *Gyrophora cylindrica* var. *delisei*, например, очень хорошо видна разница в водопоглощающей (и водоотдающей) способности верхней и нижней поверхностей слоевища. При погружении слоевища в воду, оно довольно быстро загибается на верхнюю поверхность, так как верхняя сторона его медленнее воспринимает влагу, а нижняя быстро разбухает. Так же почти непроницаема для воды верхняя поверхность толстых, грубых слоевищ *Gyrophora vellea* и *G. rigida*. Слоевища этих видов при намокании скручиваются из-за неравномерного восприятия влаги верхней и нижней стороной. У *G. arctica* верхняя и нижняя поверхности слоевища также разбухают неравномерно. Однако в данном случае закручивание происходит на нижнюю, брюшную сторону и это, по-видимому, играет в природных условиях большую роль, так как под подогнутыми книзу краями лучше сохраняется влага. Три этих вида в нашем районе относятся к высокогорным и произрастают в более сухих, подверженных действию ветра местах. Растущие в аналогичных условиях виды *Cetraria* и *Parmelia* часто принимают вид толстой кожистой корки, под которой лучше сохраняется влага.

Влияние ветра на рост и развитие лишайников сказывается не только на большой высоте, в верхних растительных поясах. М. В. Корчагина и А. А. Корчагин (1930) и О. С. Полянская (1936) в своих работах, посвященных Хибинскому горному массиву, говорят об инверсии поясов растительности. В качестве примера они приводят возникшие в долине озера Малый Вудъявр долинные тундры, в которых преобладает тундровая растительность.

В исследуемом мной районе, на отроге горы Кукисвумчорр, разделяющем долины озер Малый и Большой Вудъявр, мною описан участок каменистой тундры, расположенный на высоте 380—440 м над ур. м., в поясе березовых криволесий. Отрог этот преграждает путь сильным северным ветрам, постоянно дующим из долины р. Кунийок на юг вдоль меридиональной щели, делящей Хибины на западную и восточную части. Наветренный склон, обращенный в сторону северных ветров, резко отличается по характеру растительности от подветренного склона.

На наветренном склоне (высота 400—420 м над ур. м.) западно-северо-западной экспозиции расположена бедная кустарничково-лишайниковая тундра, ниже переходящая в изреженное березовое криволесье. Здесь растут кустики стелющейся карликовой березки и стелющаяся ель. Из кустарничков произрастают голубика и черника. Лишайниковый покров, занимающий 60—70% площади, в основном представлен *Cetraria islandica* (главным образом узколопастными формами) и *C. nivalis*. Кроме того, здесь растут: *Thamnolia vermicularis*, *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Cetraria cucullata*, *C. tenuifolia*, *Stereocaulon paschale*, *Cladonia mitis*, *C. rangiferina* (последние 3 вида встречаются в незначительном количестве). На подветренном склоне (здесь склоне восточно-юго-восточной экспозиции) произрастает очень сухое березовое криволесье с можжевельником и черникой (370—430 м над ур. м). Кое-где встречается вереск. На почве, лишь иногда у камней, в более влажных местах, лишайники *Cladonia mi-*

tis, *C. rangiferina*, *Stereocaulon paschale* и очень редко *Cladonia gracilis* var. *chordalis*, *C. alpestris* и *Peltigera malacea*, т. е. здесь имеется флора лишайников березовых криволесий.

На самом хребте отрога, на высоте 410—440 м над ур. м. мы видим кустарничково-лишайниковую каменистую тундру, где покрытие камней местами доходит до 80%. Здесь растут водяника и арктоус, кое-где, стелющаяся, прижатая к земле карликовая березка. Из лишайников на первое место выходят: *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca* и *Cornicularia divergens*, много *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria nigricans*, изредка встречается *Sphaerophorus globosus* (в защищенных камнями местах).

По границе с подветренной стороной мы видим группы кривых березок, резко изогнутых и прижатых в направлении ветра. Все растущие здесь на камнях лишайники — *Gyrophora hyperborea*, *G. deusta*, *G. proboscidea*, изредка *G. erosa* — сильно деформированы ветром. Так, *G. hyperborea* и *G. erosa* имеют подогнутые на нижнюю сторону, как бы вцепившиеся в камень, края прочного, скрюченного слоевища. *Cetraria fahlunensis*, *C. hepatizon*, *Parmelia stygia* и *P. centrifuga* образуют грубые толстые корки из густо переплетенных, налегающих друг на друга лопастей. Кроме этих видов, здесь встречается *Parmelia pubescens* и *P. minuscula*.

Таким образом, мы видим, что типичная горная каменистая тундра спустилась здесь вместе с характерными для нее лишайниками в пояс березового криволесья. Нужно отметить, что такие обдуваемые сильными ветрами участки встречаются в нашем районе довольно часто.

Влияние субстрата

В. П. Савич (1909) подчеркивает ведущую роль физических и химических свойств субстрата в расселении и распределении лишайников. Основными подразделениями субстрата являются почвенный, каменистый и древесный субстрат. Каменистый субстрат в нашем районе чрезвычайно распространен в виде выходов голых коренных пород, каменистых осыпей и россыпей, отдельных разбросанных здесь и там каменных глыб и представлен в основном различными нефелиновыми сиенитами. Влияние состава горных пород на лишайниковый покров должно явиться самостоятельной темой и в наших исследованиях не затрагивается. В настоящей статье остановимся вкратце только на распространении эпифитных лишайников.

Леса Хибинского горного массива бедны древесными и кустарниковыми породами. Это ель, сосна, береза, рябина, ольха, изредка мелкая осина. Из кустарников мы остановимся только на карликовой березке и можжевельнике.

В табл. 1 помещены данные о распространении кустистых и листоватых эпифитных лишайников ели, сосны, березы, рябины, осины и можжевельника в Московской и Ленинградской областях и в Хибинском горном массиве (по работам Савича, 1909; Рассадиной, 1930; Голубковой, 1961; Вэя, 1962).

ТАБЛИЦА 1

Количество видов кустистых и листоватых эпифитных лишайников на различных древесных породах в некоторых географических районах

Древесная порода	Московская область	Ленинградская область	Северо-запад Ленинградской области	Хибины
Ель	25	25	13	14
Сосна	25	29	22	8
Береза	37	36	20	12
Рябина	—	24	10	8
Осина	25	39	24	2
Можжевельник	—	16	15	6

Ленинградская область рассматривается в целом и отдельно ее северо-западная часть (северо-восточная часть Карельского перешейка).

Из данных табл. 1 видно, что число видов лишайников-эпифитов к северу сильно убывает, причем резкий спад для ели и рябины начинается с северо-восточной части Карельского перешейка, а для других пород он более постепенен. Продвигаясь на север, вышеупомянутые деревья теряют к Хибинам приблизительно 2/3 своих эпифитных лишайников, за исключением ели, которая утрачивает лишь 1/2 видов. В Хибинском горном массиве по числу видов лишайников на 1-е место выходит ель, тогда как в Ленинградской области 1-е место принадлежит осине, а в Московской — березе (т. е. лиственным породам).

Одной из причин обеднения видового состава является полное отсутствие в нашем районе родов *Ramalina*, *Evernia*, *Xanthoria*, *Anaptychia*, *Candelaria*, а также то, что обычные многовидовые роды *Usnea* и *Physcia* представлены у нас ничтожным числом видов (*Usnea* — 1 вид, *Physcia* — 2). В основном за счет этих родов и происходит на севере снижение количества видов кустистых и листоватых лишайников-эпифитов.

В табл. 2 дан список кустистых и листоватых эпифитных лишайников Хибинского горного массива, растущих на главнейших древесных породах и можжевельнике. Как

видно из данных таблицы, эпифитная флора Хибин крайне бедна и однородна. Здесь имеется как бы основное ядро (виды, стоящие под №№ 4,5,8,9,12,18), встречающееся на самых главных древесных породах (ель, сосна, береза).

Как уже упоминалось, наибольшее число лишайников встречено на ели. Это может быть объяснено тем, что ель в Хибинском горном массиве, являясь основной доминирующей породой многих группировок лесного пояса, приносит с собой на север присущие ей лишайниковые синузии (хотя и обедненные до некоторой степени).

ТАБЛИЦА 2

Приуроченность кустистых и листовых эпифитных лишайников Хибинского горного массива к различным древесным породам

№ п. п.	Вид	Ель	Сосна	Береза	Рябина	Осина	Можжевельник
1	*Collema furfuraceum*	—	—	—	+	—	—
2	*Lobaria verrucosa*	—	—	—	+	—	—
3	*Nephroma resupinatum*	—	—	+	+	—	+
4	*Parmeliopsis ambigua*	+	+	+	—	—	+
5	*P. hyperopta*	+	+	+	—	—	+
6	*P. pallescens*	—	—	+	—	—	—
7	*Parmelia bitteri*	+	—	+	—	—	—
8	*P. olivacea*	+	+	+	+	+	—
9	*P. physodes*	+	+	+	+	—	—
10	*P. sulcata*	+	—	+	+	—	—
11	*P. vittata*	+	—	—	—	—	—
12	*Cetraria pinastri*	+	+	+	—	—	+
13	*C. glauca*	+	—	+	—	—	—
14	*C. scutata*	+	+	—	—	—	—
15	*C. juniperina*	—	—	—	—	—	+
16	*C. saepincola*	—	—	—	—	—	+
17	*Alectoria jubata*	+	—	—	+	—	—
18	*A. nidulifera*	+	+	+	—	—	—
19	*A. sarmentosa*	+	—	+	—	—	—
20	*Usnea dasypoga*	+	—	—	—	—	—
21	*Physcia aipolia*	—	—	—	—	+	—
22	*Ph. stellaris*	—	—	—	+	—	—
	Общее число видов	14	8	12	8	2	6

Сосна в нашем районе находится в худших условиях благодаря многочисленным вырубкам и гарям, повредившим именно сосновые леса. Сосняки здесь в основном молодые и, возможно, это является причиной бедности их лишайниковой флоры.

Лиственные породы, береза и особенно осина, теряют в Хибинах еще большее количество видов (табл. 1). На березе встречаются только широко распространенные и на других древесных породах лишайники. Наибольшей оригинальностью по составу эпифитов отличается рябина, так как из 8 растущих на ней видов 3 отмечены только на ней (табл. 2), причем *Collema furfuraceum* и *Physcia stellaris* имеют лишь по одному местонахождению во всем районе. Однако потеря видов по отношению ко всей Ленинградской области здесь не превышает 2/3. Чрезвычайно интересно распространение лишайников на стволах осин. Во всем исследованном нами районе лишь близ экспериментального участка Полярно-альпийского ботанического сада, у станции Апатиты, на опушке небольшого сосняка-брусничника, близ шоссе и недалеко от железной дороги, на небольшой группе осин (в несколько деревьев) мною были отмечены *Physcia aipolia* вместе с *Parmelia olivacea* и *Caloplaca aurantiaca* Th. Fr. Во всем остальном районе, где бы ни росли осины (а их немного и в большинстве случаев они мелкие), лишайников обнаружить не удалось.

Из кустарников на карликовой березке были найдены лишайники, присущие березе, а на можжевельнике — обычные для него эпифитные лишайники. Необходимо отметить, что на можжевельнике, растущем в березовом криволесье и заходящем в горные тундры, впервые для СССР отмечена нами *Cetraria juniperina* f. *viridis* с более мелкими, узкими лопастями грязно-зеленого цвета.

Список лишайников, упомянутых в статье

Alectoria jubata (L.) Ach.
— *nidulifera* Norrl.
— *nigricans* (Ach.) Nyl.
— *ochroleuca* (Hoffm.) Mass.
— *sarmentosa* Ach.
Cetraria cucullata (Bell.) Ach.
— *fahlunensis* (L.) Vain.
— *glauca* (L.) Ach.
— *hepatizon* (Ach.) Vain.
— *hiascens* (Fr.) Th. Fr.
— *islandica* (L.) Ach.
— *juniperina* (L.) Ach. f. *viridis* A. Z.
— *nigricans* Nyl.
— *nivalis* (L.) Ach.
— *pinastri* (Scop.) Röhl.
— *saepincola* (Ehrh.) Ach.
— *scutata* (Wulf.) Poetsch.
— *tenuifolia* (Retz.) Vain.
Cladonia alpestris (L.) Rabh.
— *alpicola* (Flot.) Vain.
— *amaurocraea* (Flk.) Schaer.
— *bellidiflora* (Ach.) Schaer.
— *cariosa* (Ach.) Spr.
— *cornuta* (L.) Schaer.
— *elongata* (Jacq.) Hoffm.
Cladonia furcata (Huds.) Schrad.
— *gracilis* (L.) Willd. var. *chordalis* (Floerk.) Schaer.
— *mitis* Sandst.
— *pyxidata* (L.) Fr.
— *rangiferina* (L.) Web.
— *uncialis* (L.) Web.
Collema furfuraceum DR.
Cornicularia divergens Ach.
— *odontella* (Ach.) Röhl.
— *tenuissima* (L.) Savicz
Gyrophora arctica Ach.
— *cylindrica* (L.) Ach. var. *delisei* Nyl.
— *deusta* (L.) Ach.
— *erosa* (Web.) Ach.
— *hyperborea* Ach.
— *proboscidea* (L.) Ach.
— *rigida* DR.
— *vellea* (L.) Ach.
Lobaria verrucosa Hoffm.
Nephroma arcticum (L.) Torss.
— *parile* Ach.
— *resupinatum* Ach.
Parmelia bitteri Lynge
— *centrifuga* (L.) Ach.
— *encausta* (Sm.) Ach.
— *incurva* (Pers.) Fr.
— *minuscula* Nyl.
— *olivacea* (L.) Ach.
— *physodes* (L.) Ach.
— *pubescens* (L.) Vain.
— *saxatilis* (L.) Ach.
— *sorediata* (Ach.) Röhl.
— *stygia* (L.) Ach.
— *sulcata* Tayl.
— *vittata* (Ach.) Röhl.
Parmeliopsis ambigua (Wulf.) Nyl.
— *hyperopta* (Ach.) Arn.
Parmeliopsis pallescens (Hoffm.) A. Z.
Peltigera canina (L.) Willd.
— *malacea* (Ach.) Funck.
Physcia aipolia (Ehrh.) Hampe.
— *stellaris* (Ach.) Nyl.
Sphaerophorus fragilis (L.) Pers.
— *globosus* (Huds.) Vain.
Stereocaulon coralloides Fr.
— *denudatum* Flk.
— *evolutum* Graewe
— *fastigiatum* Anzi.
— *paschale* (L.) Ach.
Thamnolia vermicularis (L.) Ach.
Usnea dasypoga (Ach.) Röhl. emend. Mot.

Литература

Вэй Цзян-чунь. (1962). Лишайниковая флора Северо-восточной части Карельского перешейка (Ленинградской области). Диссерт. БИН АН СССР, Л. — Голубкова Н. С. (1961). Флора лишайников Московской области. Диссерт. БИН АН СССР, Л. — Городков Б. Н. (1936). Итоги изучения прироста лишайников. Сов. оленев., 8. — Городков Б. Н. (1938). Растительность Арктики и горных тундр СССР. Растит. СССР, 1. — Еленкин А. А. (1901). Лишайниковые формации в Крыму и на Кавказе. Проток. СПб. общ. естествоиспыт., 32. — Еленкин А. А. (1904). Лишайниковые формации в Саянах. Проток. СПб. общ. естествоиспыт., 35. — Корчагина М. В. и А. А. Корчагин. (1930). Растительность Хибинских гор. В кн.: Путеводитель по Хибинским тундрам. — Мишкин Б. А. (1953). Флора Хибинских гор, ее анализ и история. — Полянская О. С. (1936). Об инверсии поясов растительности в Хибинских горах. Сов. бот., 4. — Рассадина К. А. (1930). О лишайниках б. Петроградского уезда Ленинградской губернии. Тр. Бот. музея АН СССР. — Савич В. П. (1909). Из жизни лишайников юго-западной части Петербургской губ. и прилегающей части Эстляндской. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., 50, 2. — Шенников А. П. (1950). Экология растений. — Шляков Р. Н. (1961). Флора листостебельных мхов Хибинских гор. — Kihlman A. O. (1890). Pflanzenbiologische Studien aus Russisch Lappland. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica, 6, 3. — Smith A. L. (1921). Lichens. — Stocker O. (1927). Physiologische und ökologische Untersuchungen an Laub- und Strauchflechten. Flora oder botanische Zeitung, Neue Folge, 21.

Полярно-альпийский ботанический сад Кольского филиала Академии наук СССР, г. Кировск.

(Получено 1 II 1963).

И. И. Минкевич

ВЗАИМНОЕ ВЛИЯНИЕ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ СОСУДИСТОГО МИКОЗА ДУБА

Возбудителями сосудистого микоза дуба в СССР являются грибы из рода *Ophiostoma*: *O. roboris* C. Georgescu, J. Teodoru со спороношениями типа *Hyalodendron roboris* и *Graphium roboris* (в цикле развития), *O. valachicum* C. Georgescu, J. Teodoru et M. Badea с конидиальным спороношением *Rhinotrichum*, а также гриб *Verticillium kubanicum* Sczerbin-Parfenenko. Все эти грибы изолируются с одного дерева, что указывает на смешанную инфекцию при этом заболевании.

Вопрос о влиянии патогенных организмов друг на друга представляет интерес как в практическом, так и теоретическом отношении. Совместное развитие различных грибов на растениях и влияние этого явления на патологический процесс в литературе освещены слабо. Сведения по этому вопросу имеются в работе А. А. Шумаковой и А. М. Грубе (1957), касающейся грибов *Epicoccum granulatum* Penzig и *Deutrophoma tracheiphila* Petri — возбудителей инфекционного усыхания цитрусовых. При совместном росте этих грибов на агаре в чашках Петри между колониями сначала сохраняется полоса, которая затем исчезает при их слиянии. Но иногда полоса сохраняется. Гриб *E. granulatum*, обладающий более слабыми паразитными свойствами, растет быстрее, нарастает на колонии *D. tracheiphila*, но полностью их не покрывает. Авторы считают, что аналогичный процесс протекает и в древесине ветвей.

Взаимное влияние возбудителей сосудистого микоза дуба изучалось нами на питательных средах в чашках Петри и посредством инокуляции веток дуба при различном сочетании изучаемых грибов.

В опытах на искусственной питательной среде в чашках Петри были следующие варианты: 1) совместный рост в одной колонии различных видов, 2) совместный рост колоний одного вида, 3) рост в одной чашке колоний различных видов.

Работа проводилась со штаммами возбудителей, изолированными с больных деревьев в Савальском лесхозе Воронежской области. Для этих грибов характерны следующие особенности. *O. roboris* в культуре на агаровых средах перитециев не образовывал. *O. valachicum* образует в культуре многочисленные перитеции на второй-третьей неделе роста колоний. Установлено также, что гриб *O. valachicum* наиболее требователен к питательному субстрату. Энергия роста его колоний на агаровых средах ниже, чем у остальных возбудителей. На бедном субстрате, как например на стеблях донника, он почти не развивается.

Для изучения роста грибов *O. roboris* и *V. kubanicum* в одной колонии был сделан посев чистых культур этих грибов в центр чашки Петри с агаризированным отваром древесины дуба. При наблюдении за ростом такой колонии выяснилось, что оба гриба растут вместе, образуя при этом все несовершенные стадии (*V. kubanicum*, *G. roboris* и *H. roboris*). Общий вид такой смешанной колонии отличается от чистой колонии *O. roboris* редким мицелием и разбросанными коремиями и очень близок к внешнему виду чистой колонии *V. kubanicum*. При просмотре колонии, образованной грибами *V. kubanicum* и *O. roboris*, можно заметить три зоны: в первой (внутренней) имеются все несовершенные стадии этих грибов, во второй — коремии *Graphium* исчезают, и, наконец, в третьей (наружной) имеются только спороношения *V. kubanicum*. Создается впечатление, что рост гриба *V. kubanicum* в такой колонии идет быстрее. Однако при пересеве мицелия из крайней зоны в пробирки на косой агар наблюдается развитие обоих возбудителей, что говорит об одинаковой энергии их роста, но о более замедленном распространении несовершенных стадий *O. roboris*. На 25-й день роста колонии ее диаметр был равен 74 мм, стадия *Hyalodendron* распространилась по диаметру на 56 мм, а коремии на 45 мм (диаметр колонии чистой культуры *O. roboris* за то же время роста достиг 55 мм).

При совместном росте *V. kubanicum* и *O. roboris* с *O. valachicum* последний занимал небольшие участки в колониях, около места посева. Развития этого гриба вместе с другими возбудителями болезни не отмечалось.

Изучение влияния друг на друга колоний грибов этих видов проводилось в чашках Петри на той же среде. Чашки Петри разделялись на 2 сектора, в центры которых высевалась чистая культура гриба.

Мы пронаблюдали влияние друг на друга колоний одного вида у всех изучавшихся грибов — *V. kubanicum*, *O. roboris*, *O. valachicum*. При этом выяснилось следующее. Колонии гриба *V. kubanicum* врастали друг в друга, не изменяя своего внешнего вида. В зоне контакта колоний оставалась полоска среды, менее интенсивно окрашенная, чем под ними. Колонии *O. roboris* также врастали друг в друга, при этом сохранялась светлая зона среды, но мицелий в местах соприкосновения колоний становился редким. Аналогичная картина отмечена и для *O. valachicum*.

Изучение влияния друг на друга колоний различных видов проводилось в чашке Петри, разделенной на 4 сектора. В центр чашки был посеян гриб *V. kubanicum*, в центры первого и второго секторов — *O. roboris*, в центры третьего и четвертого — *O. valachicum*. Колония гриба *V. kubanicum* к концу наблюдений заняла всю чашку, при этом мицелий со спороношениями рос по поверхности колоний других видов. В области контакта колоний *V. kubanicum* и *O. roboris*, сохранились зоны слабо-

окрашенной среды, а в зоне соприкосновения колоний *V. kubanicum* и *O. valachicum* среда вовсе не окрашивалась.

Колонии *O. roboris* прорастали в колонию *V. kubanicum* в виде редкого мицелия со спороношениями *Hyalodendron* и *Graphium*. Колонии *O. valachicum* имели ограниченный рост в сторону колонии *V. kubanicum* и внутри его колонии не развивались. Наблюдение над совместным ростом колоний *O. roboris* и *O. valachicum* было осуществлено и в отдельной чашке Петри. Рост колонии *O. roboris* в сторону *O. valachicum* не был ограниченным, хотя мицелий и коремии здесь становились более редкими. Мицелий этого гриба рос по колонии *O. valachicum*, образуя на ее поверхности стадии *Hyalodendron* и *Graphium*. У *O. valachicum* рост в сторону колонии *O. roboris* замедлялся и внутри нее он не развивался. В зоне контакта колоний этих видов сохраняется полоска светлоокрашенной среды. Во всех случаях проиэрастания с другими видами гриб *O. valachicum* перитециев не образовывал.

Из проделанных опытов можно сделать следующее заключение. Виды *O. roboris* и *V. kubanicum* могут развиваться совместно; отмечено стимулирующее действие *V. kubanicum* на рост *O. roboris*, но при этом *O. roboris* образует более редкие мицелий и спороношения, чем в чистой колонии. Взаимное влияние *O. roboris* и *V. kubanicum* при росте на искусственной среде такое же, как у колоний одного вида *O. roboris*: мицелий становится редким, в зоне контакта между колониями сохраняется полоска светлоокрашенной среды. Оба эти вида могут разрастаться по участкам среды, занятым колониями *O. valachicum*. Последний в комплексе с *O. roboris* и *V. kubanicum* не развивается. Прорастание колоний *O. valachicum* мицелием других изученных видов сказывается отрицательно на образовании его сумчатой стадии.

Для проверки данных, полученных в результате наблюдений за совместным ростом возбудителей сосудистого микоза дуба на искусственной среде, была проведена инокуляция веток дуба этими грибами в следующих комбинациях: 1) *O. roboris* и *V. kubanicum*; 2) *O. roboris*, *V. kubanicum* и *O. valachicum*; 3) *O. roboris* и *O. valachicum*.

Кроме того, было осуществлено заражение веток грибами различных видов, при этом различные виды вносились на расстоянии 1 см друг от друга. Ветки заражались суспензией спор в пятикратной повторности путем введения ее в места механических повреждений. Через 45 дней проводилась реизоляция возбудителей путем помещения кусочков древесины из зараженных ветвей на агаровую среду. В результате было выяснено, что грибы *O. roboris* и *V. kubanicum* развивались вместе в пораженных частях побегов, а *O. valachicum* при совместном заражении с другими возбудителями отсутствовал. При раздельном заражении ветки этими грибами *O. valachicum* реизолировался только около механических повреждений, куда была введена суспензия его спор, причем он выделялся вместе с другими грибными паразитами. Из остальной части ветки, пораженной возбудителями указанной болезни, реизолировались только *O. roboris* и *V. kubanicum*. Было также замечено, что при совместном развитии этих двух грибов наблюдается более интенсивная окраска зараженных участков.

На основании проведенных наблюдений можно сделать вывод о том, что при поражении дуба сосудистым микозом мы сталкиваемся с двумя случаями: 1. Смешанная инфекция *O. roboris* и *V. kubanicum*, 2. Инфекция *O. valachicum*.

Все три возбудителя могут развиваться и на одном дереве, однако в различных участках его заболони и луба.

Полученные данные подтверждают заключение А. А. Шумаковой и А. М. Грубе (1957) о том, что взаимное влияние возбудителей при смешанной инфекции проявляется при их росте на искусственных агаровых питательных средах.

Литература

Шумакова А. А. и А. М. Грубе. (1957). Роль *Epicoccum granulatum* Penzig в инфекционном усыхании цитрусовых (маль-секко). Докл. Всес. Акад. с.-х. наук им. Ленина, 3.

Всесоюзный научно-исследовательский институт защиты растений, Ленинград.

(Получено 4 XI 1962).

О. Ф. Черкавский

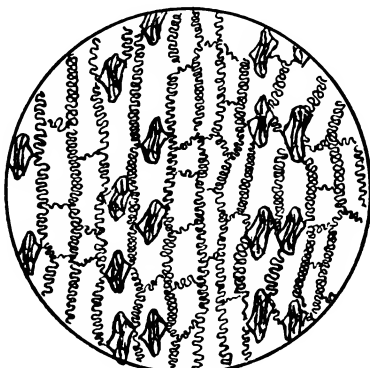
НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ УСТЬИЧНОГО АППАРАТА КУКУРУЗЫ

С 5 рисунками

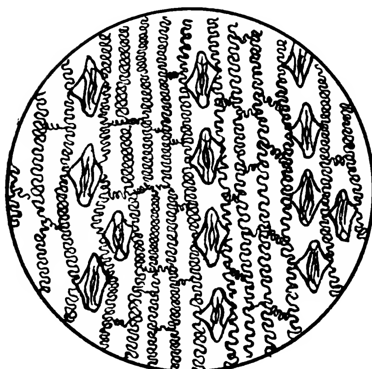
Функциональному значению устьичного аппарата, его строению и количественным соотношениям устьиц у различных растений посвящены многие работы отечественных и зарубежных авторов. Достаточно упомянуть, что эти вопросы нашли широкое отражение в трудах В. Р. Заленского (1904), Ллойда (Lloyd, 1913), Лофтфильда (Loftfield, 1921), К. А. Тимирязева (1938), Н. А. Максимова (1952), Н. С. Петинова (1959) и других, показавших, что количество устьиц на единицу листовой площади и их состояние оказывают большое влияние на интенсивность транспирации и воздухообмен между растением и внешней средой.

При исследовании устьичного аппарата кукурузы Киссельбах (Kiesselbach, 1916) установил, что это растение характеризуется наличием большого количества устьиц как на верхней, так и на нижней стороне листа. По его данным, количество устьиц на верхней стороне листа составляет 9300, а на нижней 7684 на 1 см².

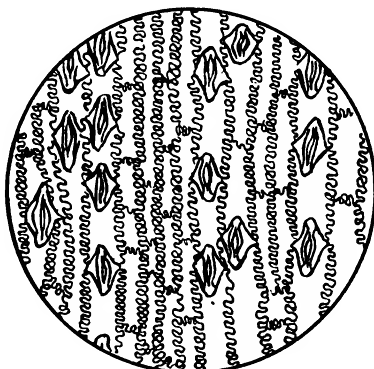
Изучая водный режим кукурузы при различных площадях питания, мы поставили перед собой также задачу выяснить зависимость между водообеспеченностью и количеством устьиц у некоторых гибридов кукурузы. Работа проводилась в условиях полевого опыта на Запорожской сельскохозяйственной опытной станции.



а



б



в

Рис. 1. Состояние устьичного аппарата у гибрида 'ВИР-42' 10 VIII 1961 в зависимости от площади питания. (Увел. 125).

а — площадь 70×70 см, по 2 растения в гнезде, б — 70×70 см, по 1 растению в гнезде, в — 90×90 см, по 1 растению в гнезде.

Различная влагообеспеченность достигалась путем изменения величины площади питания и густоты растений, а именно: 1) 70×70 см по 2 растения в гнезде (40 816 растений на 1 га), 2) 70×70 см по 1 растению в гнезде (20408 растений на 1 га), 3) 90××90 см по 1 растению в гнезде (12 340 растений на 1 га).

По такой схеме в 1961 г. были высеяны семена гибридов 'ВИР-42' и 'Буковинский 3'.

Как и следовало ожидать, на первых фазах роста различия в площадях питания не отражались на росте и развитии растений. В это время в почве было достаточно влаги, накопленной в течение зимне-весеннего периода, а корни даже в вариантах с наименьшей площадью питания еще не успели развиться во всем объеме почвы. Некоторые отличия наблюдались лишь у разных гибридов — 'Буковинский 3', как более холодостойкий, вначале отличался более мощным ростом и темно-зеленой окраской листьев.

Вторая половина вегетации проходила в условиях большого напряжения метеорологических элементов и почти полного отсутствия эффективных осадков. Данные метеорологических показателей приведены в табл. 1. Так, за июнь, июль и август

ТАБЛИЦА 1

Показатели метеорологических элементов

Период наблюдений	Месяцы и декады											
	Май			Июнь			Июль			Август		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
	Количество осадков в мм											
Средняя многолетняя	12	13	15	20	20	20	20	19	19	19	7	15
1961 г.	33	58	17.4	3.5	0	0	0	24	0.4	0	0	0
	Относительная влажность воздуха в 13 час. (в %)											
Средняя многолетняя	45	45	45	45	45	45	44	43	42	41	41	41
1961 г.	78	78	64	52	46	45	36	47	42	33	37	34
	Дефицит влажности воздуха (в мб)											
Средняя многолетняя	8.6	9.2	9.7	10.2	10.7	11.3	12.2	13.0	13.2	13.1	13.0	12.4
1961 г.	4.0	4.0	4.7	8.3	11.3	13.2	14.3	11.4	12.7	17.1	15.2	13.5
	Температура воздуха (в ° С)											
Средняя многолетняя	14.6	16.3	17.3	18.3	19.4	20.5	21.6	22.8	23.4	22.7	21.3	19.7
1961 г.	12.0	13.7	17.2	21.9	24.4	25.4	24.9	23.5	25.6	29.2	25.2	19.2
	Абсолютный максимум температуры воздуха (в ° С)											
1961 г.	21.0	23.0	22.5	28.0	31.0	34.5	32.5	31.5	35.0	36.0	35.0	29.5

выпало всего лишь 28 мм осадков, что составило 17.6% от среднего многолетнего количества за это время. Поэтому растения на делянках варианта с наибольшей густотой их стояния, израсходовав значительную часть запаса почвенной влаги, во второй половине вегетации оказались в условиях острого дефицита влаги.

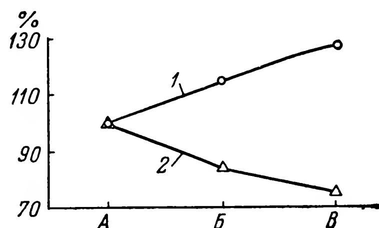


Рис. 2. Зависимость между площадью питания растений, площадью листа среднего яруса и количеством устьиц на единицу листовой поверхности.

1 — площадь листа; *2* — количество устьиц; *А* — площадь питания 1 растения — 0.245 м², (2 растения на площади 70×70 см); *Б* — площадь питания 1 растения — 0.49 м² (1 растение на площади 70×70 см); *В* — площадь питания 1 растения — 0.81 м² (1 растение на площади 90×90 см).

Растения на делянках 2-го и особенно 3-го вариантов со сравнительно большим запасом доступной влаги в почве отличались более высокими показателями развития листовой поверхности, содержали больше пигментов в листьях, имели более высокую концентрацию клеточного сока, более высокий стебель и пр.

Для изучения количества, размеров и состояния устьиц применялся метод коллодиевых отпечатков, предложенный Бускальони и Полаччи. Отпечатки устьиц делались на средней части листовой пластинки у 5 наиболее характерных для каждого варианта растений в 11—12 час. дня. Затем отобранные отпечатки подвергались микроскопическому анализу.

На протяжении вегетации отпечатки снимались дважды: 6 VII (перед выбрасыванием метелки у гибрида 'ВИР-42', и в начале ее выбрасывания у 'Буковинского 3') и 10 VIII (у гибрида 'ВИР-42' в фазе молочно-восковой спелости, у 'Буковинского 3' в фазе восковой спелости). Первый раз, 6 VII, мы брали отпечатки только нижнего эпидермиса листьев среднего яруса (у гибрида 'ВИР-42' — шестой лист, считая сверху; у 'Буковинского 3' — пятый). Такое различие в выборе анализируемых листьев связано с тем, что у 'Буковинского 3' количество их несколько меньше, чем у гибрида 'ВИР-42'; поэтому 6-й лист по-

следнего соответствует 5-му листу 'Буковинского 3' как по расположению на стебле, так и по времени его появления.

Данные табл. 2 показывают, что у гибрида 'ВИР-42' к 6 VII уже намечается некоторая тенденция к уменьшению количества устьиц на единицу листовой поверхности по мере увеличения площади питания растений. В то же время количество устьиц у гибрида 'Буковинский 3' оставалось одинаковым во всех вариантах посева. Гибрид 'ВИР-42' характеризовался несколько бо́льшим количеством устьиц на единицу площади листовой поверхности и их меньшими размерами по сравнению с 'Буковинским 3'. Длина устьица у гибрида 'ВИР-42 составляла в среднем 42—46 μ, а у 'Буковинского 3' — 46—50 μ.

ТАБЛИЦА 2

Количество устьиц на 1 см² листовой поверхности двух гибридов кукурузы

Варианты посева (площадь питания)	6 VII 1961		10 VIII 1961					
	средний ярус листьев		средний ярус листьев				верхний ярус листьев	
	нижний эпидермис		нижний эпидермис		верхний эпидермис		нижний эпидермис	
	'ВИР-42'	'Буковинский 3'	'ВИР-42'	'Буковинский 3'	'ВИР-42'	'Буковинский 3'	'ВИР-42'	'Буковинский 3'
70×70 см, по 2 растения в гнезде	10100	8310	11120	9540	8200	7750	10900	9320
70×70 см, по 1 растению в гнезде	9320	8420	9320	8080	—	6060	—	—
90×90 см, по 1 растению в гнезде	—	8200	8530	7970	7070	5840	9100	6760

Результаты анализов отпечатков устьиц 10 VIII выявили определенную закономерность: с увеличением площади питания растений количество устьиц на единицу площади листа уменьшается. Это установлено как для верхнего, так и для нижнего эпидермиса листьев среднего яруса, а также для самых верхних листьев обоих гибридов.

Как и следовало ожидать, состояние устьичного аппарата (степень открытия, тургесцентность) было неодинаковым у растений, имевших различную площадь питания.

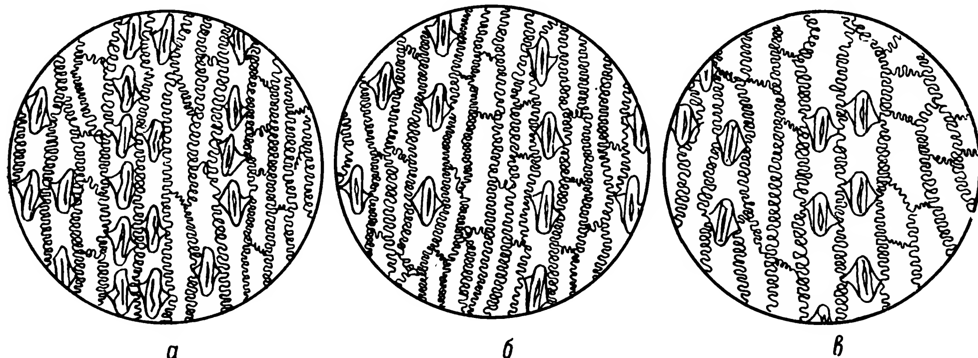


Рис. 3. Состояние устьичного аппарата у гибрида 'Буковинский 3' 10 VIII 1961 в зависимости от площади питания. (Увел. 125).

а — площадь 70×70 см, по 2 растения в гнезде; *б* — 70×70 см, по 1 растению в гнезде; *в* — 90×90 см, по 1 растению в гнезде.

Рис. 1 показывает эту разницу для гибрида 'ВИР-42'. Так, в варианте с площадью питания 70×70 см и 2 растениями в гнезде, где наблюдался острый дефицит влаги, устьица были закрытыми, а их замыкающие клетки деформировались и приобрели асимметричные очертания. В варианте с площадью питания 70×70 см и 1 растением в гнезде, где растения находились в несколько лучших условиях влагообеспеченности,

устьица оставались приоткрытыми и сохранялись нормальные очертания замыкающих клеток. Еще лучше состояние растений в варианте с наибольшей площадью питания (90×90 см, по 1 растению в гнезде), зияние устьичных щелей здесь несколько шире.

Рис. 2 отражает аналогичную зависимость для гибрида 'Буковинский 3' с той лишь разницей, что у него деформация (асимметричность) замыкающих клеток по сравнению с гибридом 'ВИР-42' выражена больше, а это свидетельствует о повышенной чувствительности гибрида 'Буковинский 3' к недостатку влаги в почве.

С увеличением площади питания улучшаются условия водоснабжения и минерального питания растений, способствующие развитию листовой поверхности. Здесь четко проявляется корреляция трех величин: площади питания растения, размера листа и количества устьиц на единицу листовой поверхности. Об этом свидетельствуют показатели размеров листьев среднего яруса гибрида 'ВИР-42' 10 VIII 1961 (табл 3, рис. 2).

ТАБЛИЦА 3

Площадь шестого листа (считая сверху) гибрида кукурузы 'ВИР-42' и количество устьиц на его нижнем эпидермисе при различной густоте посева

Варианты посева (площадь питания)	Площадь		Количество устьиц	
	см²	%	на 1 см²	%
70×70 см, по 2 растения в гнезде	558	100	11120	100
70×70 см, по 1 растению в гнезде	642	115	9320	84
90×90 см, по 1 растению в гнезде	720	129	8530	76

Таким образом, в известных пределах, с увеличением размеров листьев определенного яруса, количество устьиц на единицу листовой поверхности уменьшается, и наоборот.

Исходя из полученных данных, можно полагать, что общее количество устьиц на одном листе того или иного яруса не зависит от размеров листа и характерно для каждого сорта или гибрида кукурузы, подобно тому как количество листьев является одним из сравнительно постоянных признаков сортов.

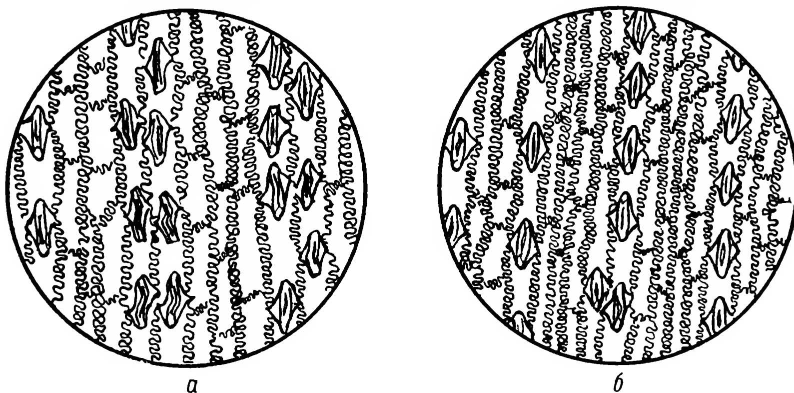


Рис. 4. Состояние устьичного аппарата гибрида 'ВИР-42' 10 VIII 1961 в зависимости от яруса листьев. Площадь питания 70×70 см, по 2 растения в гнезде. (Увел. 125).

а — средний ярус листьев; *б* — верхний ярус.

Полученные нами в 1961 г. данные не подтвердили вывода В. В. Колкунова и К. Ф. Калмыкова (1960) о том, что более позднеспелые и более урожайные сорта кукурузы, как правило, являются более крупноклетными и имеют меньшее количество устьиц на единицу листовой поверхности. Гибрид 'ВИР-42', более позднеспелый по сравнению с 'Буковинским 3', во всех вариантах наших опытов превосходил последнего по количеству устьиц на единицу листовой поверхности и имел несколько меньшие размеры устьиц. Но возможно, что при более благоприятных условиях для роста и развития кукурузы картина была бы иной.

Во всяком случае, несмотря на сравнительно больший вегетационный период, гибрид 'ВИР-42' характеризуется более высокой засухоустойчивостью, у него сильнее выражена ксероморфность листьев.

Интересно отметить, что по нашим исследованиям, в отличие от данных Киссельбаха, у гибридов 'ВИР-42' и 'Буковинский 3' устьиц больше не на верхней стороне листовой пластинки, а на нижней. Разница в количестве устьиц нижнего и верхнего эпидермиса колеблется в пределах 17—27%.

В связи с тем, что обеспеченность листьев водой возрастает от нижних листьев к верхним, состояние устьичного аппарата улучшается в таком же направлении. Это видно на рис. 4 и 5. У одних и тех же растений, когда устьица средних ярусов листьев

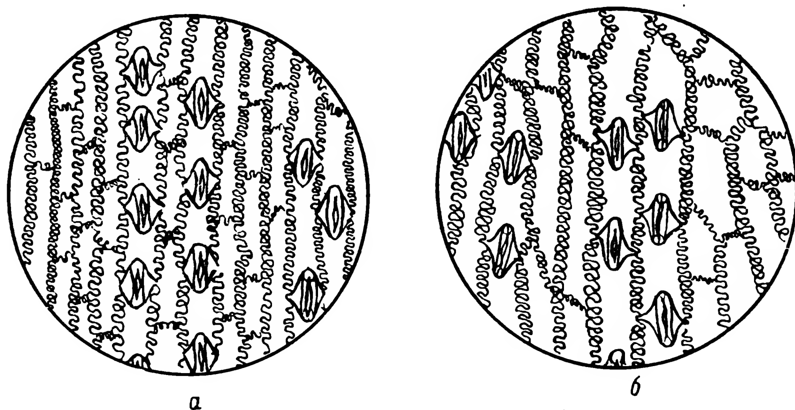


Рис. 5. Состояние устьичного аппарата гибрида 'Буковинский 3' 10 VIII 1961 в зависимости от яруса листьев. Площадь питания 90×90 см по 1 растению в гнезде. (Увел. 125).

а — средний ярус листьев; *б* — верхний ярус.

были закрытыми, устьица верхних листьев оставались открытыми, а их замыкающие клетки находились в состоянии тургора.

Таким образом, состояние устьичного аппарата находится в прямой зависимости от обеспеченности влагой как целого растения, так и отдельных его листьев.

Литература

Заленский В. Р. (1904). Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. Изв. Киевск. политехн. инст., 1, 1. — В. В. Колкунов и К. Ф. Калмыков. (1960). О корреляции анатомического строения, степени скороспелости и агрономической засухоустойчивости различных сортов кукурузы. В сб.: Физиолог. устойч. раст. Тр. конф. 3—7 марта 1959 г. — Максимов Н. А. (1952). Водный режим и засухоустойчивость растений. Избр. работы по засухоустойч. и зимостойк. раст., 1. — Петинов Н. С. (1959). Физиология орошаемой пшеницы. — Тимирязев К. А. (1938). Жизнь растений. Соч., IV. — Kiesselbach T. A. (1916). Transpiration as a factor in crop production. Agric. Exp. Sta. Nebraska. Res. Bull., 6. — Lloyd F. E. (1913). Leaf water and stomatal movement in *Gossypium* and a method of direct visual observation of stomata in situ. Bull. Torrey Bot. Club, 40. — Loftfield J. V. (1921). The behaviour of stomata. Carneg. Inst. wash. Publ., 314.

Украинский научно-иследовательский институт физиологии растений, г. Киев.

(Получено 12 III 1962).

И. Г. Завадская

О СКОРОСТИ ПОВЫШЕНИЯ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТИТЕЛЬНЫХ КЛЕТОК ПОСЛЕ ПРЕДВАРИТЕЛЬНОГО КРАТКОСРОЧНОГО НАГРЕВА

С 1 рисунком

Клетки растений обладают способностью повышать свою теплоустойчивость в ответ на действие умеренновысоких температур. Это явление, названное В. Я. Александровым (1956) тепловой закалкой, в настоящее время изучено рядом авторов как в экспериментальных (Александров и Фельдман, 1958; Лютова, 1958, 1962; Кикнадзе, 1960; Кислюк, 1962; Шухтина, 1962; Завадская, 1963), так и в природных условиях

(Александров и Язкулыев, 1961; Шухтина, 1962). На основании полученных данных был сделан вывод о том, что тепловая закалка является реакцией клетки на тепловое повреждение (Александров и Фельдман, 1958; Лютова, 1958, 1962; Кислюк, 1962). В пользу этого положения говорят также данные А. Г. Ломагина (1961), который показал, что при нагревании клеток *Campanula persicifolia* L. в течение 1 секунды при 59° устойчивость к теплу значительно возрастает. Вслед за работой А. Г. Ломагина появились две публикации Ярвуда (Jarwood, 1961, 1962). Этот автор получал тепловую закалку листьев ряда растений после 15—20-секундного нагревания при температуре около 50°.

Ломагин и Ярвуд, кроме того, стремились выяснить, насколько быстро развивается повышение устойчивости при краткосрочных закаливаниях клеток. Для этого они наносили тестирующее тепловое повреждение через различные сроки после прекращения кратковременной закалки. Согласно данным Ломагина, через 2 секунды наблюдалось статистически неоправданное снижение устойчивости, но уже через 5 секунд оно сменялось достоверным повышением теплоустойчивости, которое почти без изменений держалось на одном уровне в течение 1 суток. Ярвуд в своей первой работе обнаружил очень слабое повышение устойчивости через 10 минут после 15-секундной закалки и значительное через 24 часа. Во второй работе закаливание листьев продолжалось 4 секунды при 55°, тестирующее повреждение наносилось через 1, 3, 5 и более часов. Оказалось, что через 1 час закаленные листья были менее устойчивы, чем контрольные, а через 3 часа они не отличались по устойчивости от контрольных. Эффект закалки обнаруживался лишь через 5 часов. Таким образом, результаты этой работы Ярвуда отличаются от данных его исследований 1961 г. и противоречат результатам Ломагина.

Следует сказать, что Ломагин и Ярвуд определяли степень повреждения через длительные сроки после тестирующего нагрева; Ломагин измерял количество вышедшего из клеток антоциана через 7 часов после повреждения, Ярвуд судил об изменениях устойчивости по убыли сырого веса листьев через несколько дней после повреждения. При выяснении того, насколько быстро после закаливания достигается повышение устойчивости, такая методика не может считаться вполне удовлетворительной, так как оставляет место для сомнений, не продолжают ли развиваться процессы закаливания и после нанесения тестирующего повреждения. Вместе с тем вопрос о скорости развития закаленного состояния важен для оценки биологической эффективности этого защитного приспособления и для поисков механизмов, лежащих в его основе.

В настоящей статье описывается исследование этого вопроса с применением методики, позволяющей сократить срок от момента окончания закаливания до тестирования эффекта закалки. Опыты проводились на стеблевых листьях *Campanula persicifolia* L., *Leucanthemum vulgare* L., и на листьях вегетативных побегов *Dactylis glomerata* L. Растения брались из открытого грунта в Ботаническом саду Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде. Исследовались эпидермальные клетки нижней поверхности листа. Теплоустойчивость их определялась с помощью плазмолитического метода следующим образом. Свежесрезанные листья разрезались на кусочки размером 4×7 мм². В каждом опыте использовались 6—8 листьев. От каждого листа бралось по 2 кусочка. Один из них помещался в стакан с водопроводной водой комнатной температуры (20°) и служил контролем, другой опускался на 10 секунд в термостат с водой, нагретой до требуемой для закаливания температуры. После нагревания кусочек охлаждался в течение 20 секунд при 20°, затем он вместе с контрольным переносился на 5 минут в термостат, нагретый до тестирующей температуры. Мерой теплоустойчивости служила та максимальная температура, после действия которой еще сохраняется способность клеток к плазмолизу. После нагрева как контрольный, так и опытный кусочки инфильтровались раствором KNO_3. Для *C. persicifolia* применялся 0.5 М раствор, для *L. vulgare* 0.3 М раствор и для *D. glomerata* М раствор KNO_3. В плазмолитике кусочки находились 6—10 минут, после чего просматривались под микроскопом (об. 70×, водная иммерсия, ок. 7×). Таким образом, весь ход определения устойчивости клеток каждого кусочка листа длился не более 15—20 минут, включая микроскопирование. Следует сказать, что в некоторых случаях клетка, глубоко поврежденная нагреванием при высокой температуре, может быть ошибочно принята за жизнеспособную, так как иногда протоплазма сжимается и отходит от клеточной оболочки, что создает картину, сходную с плазмолизом (Александров, 1955). Во избежание ошибок мы в сомнительных случаях пользовались методом деплазмолиза.

В первой серии опытов были исследованы условия максимального реактивного повышения теплоустойчивости клеток трех видов растений после 10-секундного нагревания при высокой температуре. Для этого были испытаны различные закаливающие температуры (см. таблицу). Как видно из таблицы, клетки всех исследованных видов растений отвечают подъемом своей теплоустойчивости после 10-секундного закаливания.

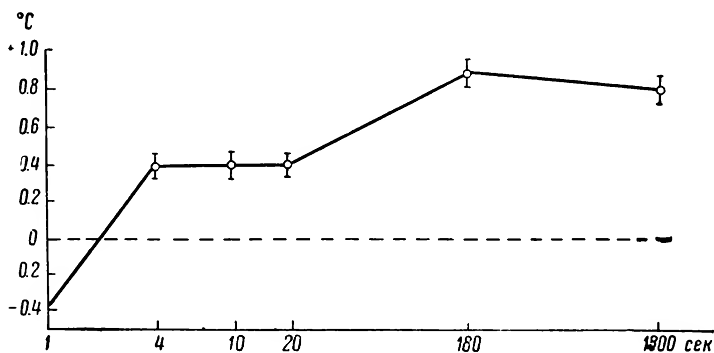
Максимальное увеличение теплоустойчивости клеток *L. vulgare* происходит при 49.0—49.5°, клеток *C. persicifolia* и *D. glomerata* при 50.0°. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что диапазон температур, вызывающих повышение терморезистентности при 10-секундных нагреваниях, колеблется в узких пределах — 1.5—2.0°. Переход от неэффективных температур к эффективным довольно резкий. Например, у *C persicifolia* при 49.0° устойчивость не меняется, а при 49.5° увеличивается на 0.9°.

Теплоустойчивость контрольных и закаленных при высокой температуре (в течение 10 секунд) растительных клеток

Вид	Температура закаливания (в °С)	Количество опытов	Максимальная температура (в °С) 5-минутного нагрева, после которого сохраняется способность к плазмолизу		Разность между опытом и контролем	P
			контрольных клеток	закаленных клеток		
Leucanthemum vulgare	48.0	6	55.7	55.8	+0.1	—
	48.5	6	55.7	56.2	+0.5	<0.01
	49.0	6	55.7	56.8	+1.1	<0.01
	49.5	11	56.6	57.8	+1.2	<0.01
	50.0	9	56.3	56.7	+0.4	>0.05
	50.5	4	56.6	66.9	+0.3	>0.05
Dactylis glomerata	48.0	6	59.0	59.2	+0.2	>0.05
	48.5	30	58.7	59.6	+0.9	<0.01
	49.0	6	59.3	60.1	+0.8	<0.02
	50.0	9	57.8	59.3	+1.5	<0.01
	51.0	4	60.4	60.4	0	—
Campanula persicifolia	49.0	6	59.8	60.0	+0.2	>0.05
	49.5	6	59.0	59.9	+0.9	<0.01
	50.0	18	59.6	60.7	+1.1	<0.01
	51.0	6	59.0	59.5	+0.5	<0.01

Аналогичное явление имеет место и у других растений. Как известно из работы Александрова (1956), при длительных тепловых закаливаниях в умеренновысокой области диапазон температур значительно шире — 6—8°.

Представляет интерес тот факт, что максимальное повышение теплоустойчивости клеток *D. glomerata* и *L. vulgare* вызывали те температуры, после 10-секундного действия которых полностью прекращалось движение протоплазмы (восстанавливалось оно лишь через 16—20 часов). Это свидетельствует о довольно глубоком повреждении



Теплоустойчивость эпидермальных клеток *Leucanthemum vulgare* L. через различные сроки после 10-секундного закаливания при 49.5°.

По оси абсцисс — время после окончания закаливания (в секундах, шкала логарифмическая), спустя которое проводилось тестирующее нагревание; *по оси ординат* — разница между максимальными температурами (в ° С) 5-минутного нагрева для контрольных и закаленных клеток, после которого еще сохраняется способность к плазмолизу.

клетки. Когда воздействие было менее сильным (*L. vulgare* при 48.0°), движение восстанавливалось уже через 8 часов, а теплоустойчивость, по сравнению с контролем, не менялась. В работе Ломагина оптимальная температура 10-секундной закалки клеток *C. persicifolia* равнялась 51.0°. При этом нормальное движение восстанавливалось через 24 часа после закаливания. Это лишний раз указывает на то, что для получения эффекта закалки необходима определенная степень теплового повреждения.

Для решения вопроса о быстроте повышения теплоустойчивости при закаливании была поставлена вторая серия опытов. Исследования проводились на листьях *L. vul-*

gare. Методика применялась та же, что и в опытах первой серии. Закаливание длилось 10 секунд при 49.5°. Последующее 5-минутное тестирующее нагревание следовало через 1, 4, 10, 20, 180 и 1800 секунд. Результаты этих опытов изображены в виде графика (см. рисунок). Через 1 секунду после закаливания теплоустойчивость клеток снижается. Это снижение статистически достоверно. Однако по прошествии 4 секунд после закаливания происходит статистически оправданное увеличение резистентности на 0.4°. При 10- и 20-секундных интервалах между закаливанием и тестирующим нагревом устойчивость к теплу повышается также на 0.4°. Удлинение интервала между закаливанием и 5-минутным нагревом до 180 и 1800 секунд дает возможность клеткам повысить устойчивость соответственно на 0.9 и 0.7°.

Результаты последней серии опытов согласуются с данными, полученными Ломагиным, который определял уровень теплоустойчивости клеток листьев *Tradescanthia fluminensis* Vell. через 7 часов после нанесения теплового повреждения. В его опытах также не наблюдалось подъема резистентности сразу после закаливания. Оно имело место лишь через 5 секунд. Некоторое отличие от наших результатов заключается в том, что судя по графику, приведенному в его работе, с удлинением интервала между закаливанием и повреждающим нагревом от 5 секунд до 30 минут имеет место лишь тенденция к дальнейшему увеличению резистентности. В наших же опытах подъем устойчивости в интервале между 10 секундами и 3 минутами после закаливания статистически достоверен.

Данные второй серии опытов свидетельствуют о большой скорости перехода клеток на более высокий уровень устойчивости. Принимая во внимание, однако, то обстоятельство, что через 1 секунду после закаливания чувствительность клеток к нагреву возрастает, следует сделать вывод, что для повышения резистентности требуется определенное время, в течение которого проходят какие-то еще неизвестные процессы.

Итак, 10-секундное нагревание при высоких температурах вызывает повышение теплоустойчивости эпидермальных клеток листьев *Campanula persicifolia*, *Dactylis glomerata* и *Leucanthemum vulgare*. Эффект закаливания дают те температуры, которые вызывают определенную степень обратимого повреждения клетки. Увеличение терморезистентности клеток *Leucanthemum vulgare* обнаруживается уже через 4 секунды после 10-секундной закалки при 49.5°. Наибольший подъем теплоустойчивости происходит в интервале между 10 секундами и 3 минутами после закаливания. По прошествии 1 секунды после закаливания наблюдается снижение устойчивости к теплу.

Литература

Александров В. Я. (1955). Цитофизиологическая оценка различных методов определения жизнеспособности растительных клеток. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, экспер. бот., 10. — Александров В. Я. (1956). Цитофизиологический анализ теплоустойчивости растительных клеток и некоторые задачи цитоэкологии. Бот. журн., 7. — Александров В. Я. и Н. Л. Фельдман. (1958). Исследование реактивного повышения устойчивости клеток при действии нагрева. Бот. журн., 2. — Александров В. Я. и А. Язкулыев. (1961). Тепловая закалка растительных клеток в природных условиях. Цитолог., 3, 6. — Завадская И. Г. (1963). Влияние высокой температуры на вязкость протоплазмы растительных клеток. Цитолог., 5, 2. — Кикнадзе Г. С. (1960). Флуоресцентно-микроскопическое исследование хлорофилла в листьях *Campanula persicifolia* L. при различных повреждающих воздействиях. Цитолог., 2, 2. — Кислюк И. М. (1962). Повышение жаростойкости молодых растений хлебных злаков при тепловой и холодовой закалках. Бот. журн., 5. — Ломагин А. Г. (1961). Изменение устойчивости растительных клеток после кратковременного действия высокой температуры. Цитолог., 3, 4. — Лютова М. И. (1958). Изучение фотосинтеза на клетках с экспериментально повышенной устойчивостью. Бот. журн., 2. — Лютова М. И. (1962). Обратимость теплового подавления фотосинтеза и движения протоплазмы в изолированных листьях. Цитолог., 4, 2. — Шухтина Г. Г. (1962). Сезонные изменения теплоустойчивости клеток некоторых хибинских растений. Бот. журн., 1. — Jarwood C. E. (1961). Acquired Tolerance of Leaves to Heat. Sci., 134, 3483 : 941—942. — Jarwood C. E. (1962). Acquired sensitivity of Leaves to Heat. Plant physiolog., suppl., 37 : 70.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР.
Ленинград.

(Получено 11 I 1963).

В. М. Виноградова

К МОРФОЛОГИИ *CARDUUS LANUGINOSUS* WILLD.

С 1 рисунком

А. А. Гроссгейм (1934) указывает для пограничного с юго-восточным Закавказьем района (Турция, Арарат) *Onopordum lanuginosum* (Willd.) D. Sosn. Эта комбинация была предложена Д. И. Сосновским для вильденовского вида *Carduus lanuginosus*. Последний вид был, по-видимому, собран Турнефором и отмечен им как «*Carduus orientalis* acanti folio candidissimo, flore parvo suaverubente». Вильденов (Willdenow, 1803—1804) дал довольно подробное описание этого вида с указанием его происхождения из Турецкой Армении (habitat in Armenia) и отметил у него черты сходства и различия с *Cardūus nutans*. Под этим же названием *C. lanuginosus* этот вид фигурирует и у Декандолля (De Candolle, 1837).

В 1851 г. Карл Кох (Koch, 1851) описал новый вид татарника под названием *Onopordum acanthifolium*, который таксировал как синоним *Carduus lanuginosus*, у Гроссгейма же он приведен как синоним *Onopordum lanuginosum* (Willd.) D. Sosn. К сожалению, Кох не указывает точного местонахождения вновь описанного им вида, но, судя по его довольно подробному описанию, можно предположить, что Буассье поступил правильно, когда поместил этот вид в синонимы *Carduus lanuginosus*. В этом же году, когда уже вышел в свет 3-й том Flora orientalis, Траутфеттер (Trautvetter, 1875) по сборам Радде из Турецкой Армении (окрестности г. Эрзерума) описал новый вид чертополоха под названием *Carduus pannosus*. Этот вид был опубликован в трудах С.-Петербургского ботанического сада, но в «Supplementum к Flora orientalis» (Boissier, 1888) он попал в синонимы *Carduus lanuginosus* Willd. Насколько прав был Буассье, когда не признал самостоятельности этого вида, образца которого он, по-видимому, не видел из-за скудного материала, судить трудно. Буассье (Boissier, 1888) низвел *Carduus pannosus* в синонимы, исходя из описания Траутфеттера и по тем соображениям, что оба вида (*Carduus lanuginosus* и *C. pannosus*), происходят из Турецкой Армении.[1] Между тем, согласно описанию Траутфеттера, *Carduus pannosus* имеет ряд отличий: лопасти листа кончаются очень короткими колючками, наружные листочки обертки приподнято отстающие.

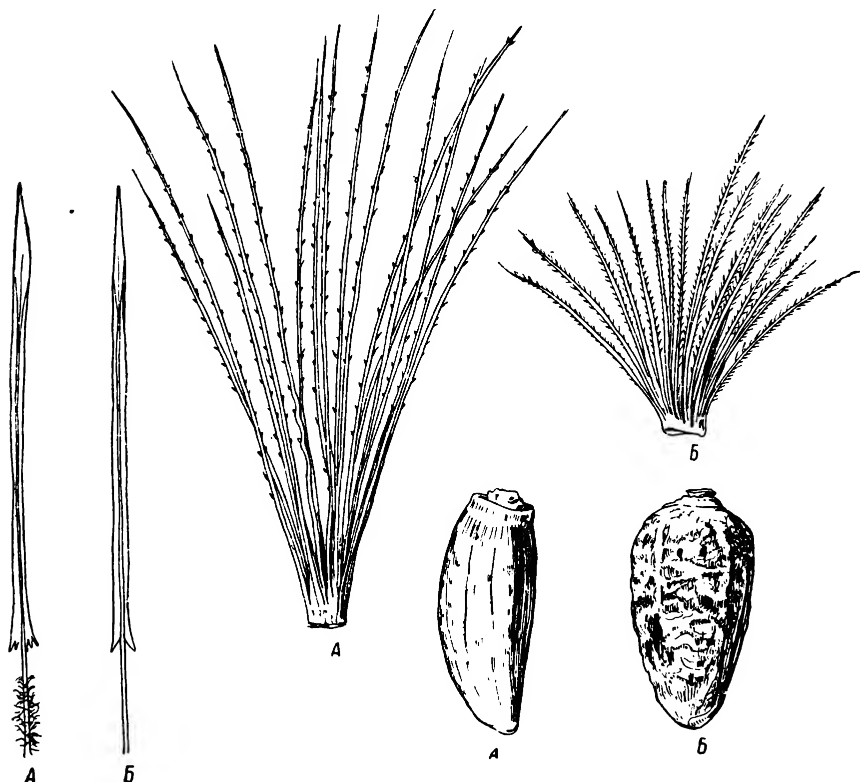
В нашем распоряжении имелось всего 7 гербарных листов, из них один гербарный лист из сборов Кочи из Килихийского Тавра с горы Булгар-Даг, который цитируется у Буассье в 3-м томе под номерами 300 и 331. У этого экземпляра колючки на листе почти равны половине или более половины длины лопастей. На экземпляре Гроссгейма, собранного в ущелье на скалистых склонах Большого Арарата, колючки лопастей листа довольно длинные, часто равные половине длины лопастей. На образцах Радде (голотип и изотип) колючки на лопастях листа очень редко достигают одной трети, большей частью только одной четверти длины лопастей. Некоторая разница намечается и в строении обертки. Сходное с экземпляром Кочи, но более мощное растение собрано было Зиле (Siele, № 278) со щебнистых осыпей из Булгар-Магара во время экспедиции в Киликию. У лопастей листьев этого образца также длинные крепкие колючки. Два экземпляра, собранные Синтенисом (Sintenis, Iter orientale, 1894 г.) близ Карагёл из санджака Гюмушкане и определенные Фрейном (Freyn) как *Carduus lanuginosus*, имеют больше сходства по строению обертки и по колючкам листа с *Carduus pannosus* Траутфеттера. Возможно, что при большем материале, отличительные признаки выступили бы более определенно. В настоящее время мы воздерживаемся от окончательного решения, что представляет собой *Carduus pannosus*, так как целью этой заметки является выяснение морфологии цветка и семянки *Cardus lanuginosus*.

Для сравнения был взят один из видов рода *Onopordum* — *O. acanthium* L., который характеризуется следующими признаками: цветоложе ямчатое, с реснитчато-зубчатой пленчатой закраиной, хохолок с реснитчатыми перистыми или бородчатыми щетинками; семянка четырехгранная, поперечноморщинистая, часто с многими продольными жилками, сильно выпуклая, расширенная в апикальной части. Тычиночные нити голые, базальные придатки пыльников заострены, цельные (см. рисунок, *Б*). При тщательном изучении образцов, определенных Д. И. Сосновским как *Onopordum lanuginosum*, мы обратили внимание на несоответствие морфологических признаков этих растений признакам, свойственным роду *Onopordum*. По строению щетинок хохолка род *Onopordum* близок к роду *Cirsium*, тогда как *Carduus* отличается от того и другого рода простыми, неперистыми щетинками хохолка, снабженными едва заметными зазубринками. Кроме того, диагностическими признаками для рода *Carduus* являются следующие: цветоложе, покрытое длинными щетинками, гладкое, а не ямчатое; нити тычинок в той или иной степени опушенные, базальные придатки пыльников острые, неглубоко рассеченные. Резко отличается от семянки рода *Onopordum* и семянка чертополоха. У последнего семянка небольшая, 5 мм длины, светло-серая, гладкая, с блестящей поверхностью, без ребер и поперечных морщинок, по длине не-

---

[1] «huc ex descriptione et loco adducendus *Carduus pannosus* Trautv.», стр. 307 — *Carduus lanuginosus*.

равномерно скошенная, нижняя и верхняя площадки этих семянок никогда не бывают угловатыми (см. рисунок, *А*). Все эти признаки, характерные для рода *Carduus*, были найдены у всех растений, ранее нами перечисленных. Нам кажется, что растение, собранное Гроссгеймом и определенное им первоначально как *Carduus lanuginosus*, и экземпляры Радде, также определенные Сосновским как *Onopordum lanuginosum*, следует оставить в роде *Carduus*.



Тычинка, хохолок и семянка *Carduus lanuginosus* Willd. (*А*) и *Onopordum acanthium* L. (*Б*).

На основании изучения морфологии цветка и семянки *Carduus lanuginosus* можно сделать вывод, что Сосновский был не прав, перенеся вид *Carduus lanuginosus* в род *Onopordum*. Поэтому комбинацию, предложенную Сосновским и принятую Гроссгеймом, нужно считать не соответствующей истинному положению вещей.

Литература

Гроссгейм А. А. (1934). Флора Кавказа, IV. — Boissier E. (1875). Flora orientalis, III. — Boissier E. (1888). Flora orientalis, Supplementum. — De Candolle A. (1837). Prodromus, VI. — Koch K. (1851). Beiträge zur Flora des Orients. Linnaea, VIII. — Trautvetter E. R. (1875). Aliquot species novas plantarum. Тр. Петербургск. бот. сада, III. — Willdenow K. (1803—1804). Species plantarum, III.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 19 XII 1962).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Т. С. Гейдеман, Б. И. Иванова, С. И. Ляликов, Л. П. Николаева, Л. П. Пожарская, Б. Г. Холоденко, Т. А. Школьникова, Д. А. Шутов и др. Полезные дикорастущие растения Молдавии. АН Молдавск. ССР, Бот. сад, Изд. «Штиинца» АН Молдавск. ССР, Кишинев, 1962 : 1—416, с картосхемой ботанического районирования Молдавии.

Коллектив авторов проявил ценную инициативу, составив сводку полезных дикорастущих растений Молдавии. В книге, на основании литературных данных и собственных наблюдений, опытов и анализов, приведены сведения о видах дикорастущих или «дичающих» растений Молдавии.

Книга представляет собой справочник, в котором растения расположены по признакам полезности, в виде не вполне равнозначных по объему групп: 1) озеленительные и декоративные; 2) лекарственные, эфирные, масличные и пряноароматические; 3) кормовые и почвоукрепляющие; 4) дубильные и красильные; 5) волокнистые, плетеночные и щеточные. Качественная характеристика растений по содержанию в них действующих веществ или по их ценным свойствам приводится при описании отдельных видов. При этом подчеркивается главнейшее свойство, наличие которого определяет практическое значение данного вида и его хозяйственную ценность.

Наибольшее место в книге уделено группе кормовых и почвоукрепляющих растений (стр. 203—214). Авторы указывают, что около 700 видов растений молдавской флоры, т. е. почти половина, являются кормовыми; из них несколько десятков представляют собой растения высокой ценности по своим кормовым качествам, а также по приспособленности и устойчивости в условиях местного климата. Вместе с тем многие виды кормовых злаков и бобовых, по данным опытов Ботанического сада АН Молдавской ССР, могут быть с успехом использованы в борьбе с эрозией для закрепления смываемого поверхностного слоя почвы, так как они хорошо растут на крутых эродированных склонах. В силу этого данная группа растений представляет особую ценность для хозяйственного использования в условиях Молдавии.

При составлении сводки полезных дикорастущих растений Молдавии авторами использованы гербарные материалы Ботанического сада АН Молдавской ССР, кафедр ботаники Кишиневского университета и Тираспольского педагогического института, а также гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Эта работа проделана с целью обобщения сведений по времени цветения и плодоношения, а также распространения видов полезных растений флоры Молдавской ССР.

Данные об экологических условиях и сведения о характере произрастания различных видов в сообществах приведены на основании обработки результатов исследований авторов в природе при изучении флоры и растительности Молдавии.

Если учесть, что помимо рецензируемой сводки в 1957 г. вышел в свет 1-й том сводки В. Н. Андреева «Деревья и кустарники Молдавии», а в ближайшее время выйдет 2-й том этого труда, то следует признать, что в целом флора Молдавии подвергнута подробному и всестороннему анализу с целью оценки ее видового состава по полезным качествам.

Для удобства пользования рассматриваемым справочником в нем приведен общий алфавитный указатель видов с отметкой о наличии тех или иных полезных свойств каждого вида и дано дробное подразделение этих свойств (по 13 признакам полезности). Этот указатель дает возможность представить богатство флоры в отношении тех или иных полезных особенностей составляющих ее видов, а также наглядно показывает, насколько многосторонним является каждый из видов, приводимых в указателе по своим полезным признакам. Всего в указателе приведено 653 вида. Дан перечень русских и молдавских названий растений с указанием соответствующих страниц.

В сводке имеется картосхема ботанического районирования Молдавии в соответствии с подразделением ее на округа; для каждого вида указано сокращенное название округа, в котором он встречается, что наглядно показывает его ареал. Имеется список использованной литературы.

В заключение надо сказать, что эта сводка представляет большой вклад в ботаническую литературу по полезным дикорастущим растениям флоры СССР. Следует приветствовать выход в свет этой ценной книги.

М. В. Культиасов.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 21 I 1963).

А. А. Богдарина. Физиологические основы действия инсектицидов на растения. Сельхозгиз, Л.—М., 1961 : 1—192.

Защита сельскохозяйственных растений от вредителей является одним из мощных факторов подъема сельскохозяйственного производства нашей страны.

В последние десятилетия особенное значение придается химической защите растений. Применяемые для этой цели химические средства (органические, минеральные) действуют как на вредителей,так и на защищаемое растение. Первостепенное значение в этих мероприятиях приобретает изучение ответных реакций растения на действие ядохимикатов.

Исследования изменений физиологических функций, как ответной реакции растений на действие инсектицида, ведутся в СССР и в зарубежных странах. Однако такой сводки монографического характера, какую представляет книга А. А. Богдариной, не появлялось до настоящего времени, несмотря на актуальность этой проблемы.

Монография Богдариной представляет собой солидный научный труд, возникший в результате ее целеустремленных физиологических исследований в области защиты растений в течение более чем 15 лет. В книге богато представлены данные изучения ответных реакций растений на обработку их инсектицидами, которые следует расценивать как результат действия на них ядов.

Книга включает следующие разделы: введение, 4 главы и заключение. В конце помещен список литературы, включающий работы 170 отечественных и 79 зарубежных авторов.

Во введении авторов совершенно справедливо указывает, что «исследование различных химических средств борьбы с вредителями и болезнями сельскохозяйственных растений способствовало развитию нового раздела физиологии растений — раздела изучения физиологического действия инсектицидов, фунгицидов и гербицидов на растительный организм».

Круг физиологических вопросов, охваченных исследованиями, обширен. Большую теоретическую и практическую ценность приобретают результаты работ с применением новейших методов — хроматографического анализа, метода меченых атомов, а также энзиматического и спектроскопического методов.

В первой главе автор, выясняя механизм действия на растение инсектицидов (на примере ГХПГ и ДДТ), описывает проникновение и изменение их в тканях растительных организмов (пшеницы, конских бобов, картофеля) в зависимости от способов обработки растений (внесение в почву, опыливание, опрыскивание) и концентраций применяемого препарата.

Автором было установлено уменьшение содержания яда в растении. Она предполагает, что количество яда в тканях уменьшается не только в результате его инактивации, но и «за счет перераспределения его в органах в процессе роста и выделения из растения». Эти соображения являются очень ценными, так как они дают возможность ориентироваться в том, какие дозы применять в зависимости от возраста и жизнедеятельности растения, от инстенсивности и направленности его обмена веществ.

Большое внимание автор уделяет изменению коллоидно-химических свойств протоплазмы, изменению вязкости под влиянием стимулирующего или угнетающего действия инсектицидов. Богдарина отмечает интересный факт, что «глубокие изменения, вызываемые инсектицидом в состоянии протоплазмы в клетках листьев, происходят при обработке ядом семян». Наибольшая разница между опытными и контрольными растениями в изменении свойств протоплазмы при этом наблюдается в начальные фазы развития (стр. 27—29 и др.), но она сохраняется и в более поздние фазы вегетации. Ценность этого раздела монографии возрастает в связи с тем, что влияние инсектицидов на протоплазму не изучено. Богдарина со своими учениками является пионером в исследовании этого вопроса.

Во второй главе излагаются результаты изучения действия инсектицидов на физиологические процессы у растений: на интенсивность фотосинтеза и дыхания, содержание хлорофилла в листьях, насыщенность тканей водой, на углеводный обмен в листьях, активность ферментов, содержание азотистых веществ, накопление сухого вещества в разные фазы вегетации, а также на изменение анатомического строения тканей под влиянием ГХЦГ. Как видно из указанного перечня, автор охватил своими исследованиями широкий круг вопросов.

При определенных условиях применения ядохимикаты в инсектицидных дозах способствуют в конечном итоге активации физиологических процессов, что приводит к стимуляции ростовых процессов и повышению урожая обрабатываемых растений. Следовательно, инсектициды (ГЦХГ, ДДТ и др.) в определенных дозах не только токсически действуют на вредителей, но и стимулируют жизнедеятельность растительного организма. Под влиянием стимулирующей дозы ГХЦГ изменяется анатомическое строение корня пшеницы (стр. 59 и 60), и, по предположению автора, увеличивается период активной жизнедеятельности клеток. Повышенные дозы ГХЦГ вызывают паталогические изменения тканей корня пшеницы, гипертрофию клеток и изменение их внутренней структуры.

Действие инсектицидов автор рассматривает как прямое и косвенное. Прямое действие проявляется в непосредственном влиянии их на растительную клетку, на изменение коллоидно-химических свойств протоплазмы. А косвенное действие имеет место при внесении препаратов (ГХЦГ, ДДТ и др.) в почву благодаря вызываемым им изменениям в составе микрофлоры почвы и в связи с этим изменениям питательного режима почвы. Проведя специальные опыты по изучению прямого и косвенного влияния инсектицидов на защищаемое растение, Богдарина пришла к выводу, что применяемые препараты (ГХЦГ, ДДТ), непосредственно воздействуя на растительные клетки и улучшая питательный режим почвы, усиливают ростовые процессы и повышают продуктивность растений.

В последнем разделе второй главы монографии автор рассматривает действие инсектицидов на рост, развитие и урожай растений. Положительное действие инсектицидов неоспоримо. Автор сообщает, что такие препараты, как гептахлор, алдрин, диэлдрин и ДДТ (рис. 13), вызывают стимулирующий эффект в широком диапазоне дозировок. Указывается, что ГХЦГ обладает наибольшим фитонцидным действием, а ДДТ — наименьшим.

Ценным является то, что почти в каждой главе внимание читателя привлекается к дальнейшим физиологическим исследованиям действия инсектицидов на растения. Так, например, в заключение второй главы автор пишет: «. . . лишь глубокое исследование ответной реакции защищаемого растения поможет, с одной стороны, обосновать безопасность применения ядохимикатов для обрабатываемых растений и, с другой, выяснить степень проявления эффекта стимуляции и изыскать пути, при которых можно усилить положительное действие препарата на рост и развитие растений» (стр. 76).

В третьей главе монографии Богдарина излагает результаты своих исследований и данные других авторов по изучению различных факторов, определяющих характер действия инсектицидов на растение: влияние их дозировок, видовых и возрастных особенностей растений, а также условий внешней среды (влажности почвы, температуры и типа почвы). При изучении каждого из указанных факторов автор получает определенный ответ растения на поставленный ему вопрос. И в заключение этой главы он пишет: «Таким образом, в условиях, неблагоприятных для произрастания (засушливые условия, пониженные температуры, почвы, бедные поглощающим почвенным комплексом), границы стимулирующего действия препарата на растение суживаются и сдвигаются в сторону меньших дозировок, не обладающих инсектицидным действием. . .»; «стимулирующее действие инсектицида проявляется в наибольшей мере лишь в условиях, обеспечивающих активный обмен веществ растительного организма».

Четвертая глава, последняя, посвящена изложению результатов исследований по разработке приемов усиления стимулирующего действия инсектицидов с помощью минерального питания растений. Как литературные данные, так и результаты опытов Богдариной в этой области представляют большой интерес для сельскохозяйственного производства и теории — выяснения взаимодействия растений и ядохимикатов в смеси с различными формами химических удобрений. Совершенно справедливо автор пишет, что «обеспечить растение необходимым ему питанием при применении ядохимикатов — это важная и сложная задача» (стр. 124).

Для решения этой задачи, указывает автор, необходимо знать особенности изменений обмена веществ растения и физиологическую роль питательного элемента, добавленного к ядохимикату. В связи с этим Богдарина провела большие исследования: она изучала поступление и передвижение P^{32} и азота при обработке растений инсектицидами (ГХЦГ и ДДТ), характер ответной реакции растительной клетки при действии инсектицида в сочетании с удобрением, влияние совместного применения инсектицидов с удобрением на активность физиологических и биохимических процессов и на рост и урожай защищаемых растений. Совместное применение хлорорганических инсектицидов с фосфорными удобрениями автор обоснованно рассматривает как фактор повышения урожая сельскохозяйственных культур.

Экспериментальная работа, проделанная Богдариной в изучении способов активного вмешательства в обмен веществ растения, нарушенный инсектицидом, заслуживает большого внимания исследователей, работающих в области защиты растений.

Большая эрудиция автора, ее собственный богатый экспериментальный материал дают ей возможность наметить интересные пути дальнейших исследований. Эти вопросы обсуждаются в заключительной части книги.

В целом в книге Богдариной приведен большой материал физиолого-биохимического характера, результаты исследований представлены на 49 таблицах, 25 рисунках и фотографиях изучаемых объектов.

Красной нитью в работе Богдариной проходит мысль: на основании глубокого изучения физиологических и биохимических процессов следует направленно изменять обмен веществ, с тем чтобы применяемые ядохимикаты давали наибольший эффект.

Необходимо использовать описываемые автором достижения в разработке методов растений как один из резервов в поднятии урожая.

О мелких недочетах, имеющихся в монографии, я не считаю нужным упоминать, так как они во сто крат перекрываются ее крупными достоинствами.

А. Я. Кокин.

Репино,
Ленинградская область.

(Получено 8 VIII 1962).

ПОТЕРИ НАУКИ

Редакция «Ботанического журнала» отмечает большую утрату — ушли из жизни активнейшие деятели Всесоюзного ботанического общества и «Ботанического журнала» — Б. К. Шишкин и Е. И. Штейнберг.

Дороги их жизни во многом были сходны. Они начали свою научную деятельность в Томском университете, одинаково избрали своей специальностью систематику растений, работали в стенах одного и того же Ботанического института АН СССР и одновременно закончили свой жизненный путь. Их краткие биографии Редакция журнала помещает одновременно под одной рубрикой, которую следовало бы назвать: тяжелые и невозвратимые потери науки.

БОРИС КОНСТАНТИНОВИЧ ШИШКИН

(1 V 1886—21 III 1963)

21 марта. с г. после тяжелой болезни скончался член редакционной коллегии «Ботанического журнала» выдающийся советский ботаник, лауреат Государственной премии, вице-президент, почетный член Всесоюзного ботанического общества, член-корреспондент Академии наук СССР, профессор, доктор биологических наук Борис Константинович Шишкин.

Борис Константинович Шишкин родился в 1886 г. в слободе Кукарка Вятской губернии в семье учителя. По окончании средней школы он поступил на медицинский факультет Томского университета, который окончил в 1911 г. В этом же году в 43-м томе «Известий Томского университета» появилась первая научная работа Б. К., посвященная бальнеологическому исследованию озер, посещенных им в Минусинском уезде Енисейской губернии еще в 1907 г. Эта работа, удостоенная золотой медали медицинского факультета, лишь в небольшой степени касалась флоры исследованного района.

Но уже вскоре внимание Б. К. сосредоточивается на ботанических объектах. Под руководством выдающегося ботаника и путешественника, профессора Томского университета В. В. Сапожникова он совершает свои первые большие путешествия в Урянхайский край (1908 и 1909 гг.) и на Алтай (1911 г.). Работа «Очерки Урянхайского края», опубликованная в 1914 г., была отмечена премией проф. Салищева.

В 1912—1914 гг. Б. К. участвует в экспедициях Переселенческого управления, изучает колонизационный фонд Семиреченской области и публикует три отчета, один из которых «Растительность Зайсанского уезда», опубликованный совместно с В. В. Сапожниковым в 1918 г., представляет собою солидную монографию.

Призванный с началом империалистической войны в действующую армию в качестве военного врача, Б. К. попадает на Кавказский фронт. Будучи на военной службе и перемещаясь с войсками, он по мере возможности экскурсирует, изучая в 1915 г. флору Еревана и Ново-Баязета, в 1916 г. флору Турецкой Армении, в 1917 г. флору Трапезунда и Турецкого Лазистана.

В течение следующих шести лет Б. К., приглашенный Кавказским музеем на должность ботаника, усиленно изучает флору Восточного Закавказья; совместно с А. А. Гроссгеймом он издает 16 выпусков «Plantae orientales exiccatae» (1924, 1928 гг.), в соавторстве с А. А. Гроссгеймом и Д. И. Сосновским публикует первую часть «Флоры Тифлиса» (1925 г.).

С 1925 г. Б. К. возглавляет кафедру систематики и географии растений в Томском университете, придя на смену скончавшемуся учителю своему, профессору В. В. Сапожникову. Возвращение Б. К. в Томск дало возможность расширить работу по изучению флоры Западной Сибири на основе богатейших гербариев Томского университета. Кафедра, последовательно возглавляемая такими выдающимися флористами и ботанико-географами как С. И. Коржинский и В. В. Сапожников, стала крупным центром флористических исследований, университетские ботаники работали над изучением флоры Сибири под руководством крупнейшего флориста П. Н. Крылова, автора «Флоры Алтая и Томской губернии».

Закончив обработку и публикацию своих кавказских материалов, опубликовав около 20 статей в «Систематических заметках по материалам гербария Томского университета» и первую часть своего большого труда «Материалы к флоре Турецкой Армении» в «Известиях Томского университета», Б. К. приступил к усиленному изучению флоры Сибири, к работе над монументальным коллективным изданием «Флора Запад-

ной Сибири». С 1927 по 1946 г., т. е. в течение двадцати лет, велась работа над этим одиннадцатитомным изданием, по научному уровню, точности номенклатуры и терминологии являющимся лучшей региональной флорой Советского Союза. Первые выпуски «Флоры» были подготовлены еще П. Н. Крыловым, последующие же томы, начиная с пятого, редактировались уже Б. К. Шишкиным. Трудно было бы переоценить значение того большого труда, который был выполнен Б. К. по подготовке к изданию этого капитального коллективного труда.

В 1931 г. Б. К. перешел на службу в Ботанический музей АН СССР, а в 1932 г., после слияния музея с Главным ботаническим садом в единый Ботанический институт АН СССР, он занял в объединенном институте должность старшего ботаника и с 1934 г. стал ближайшим помощником акад. В. Л. Комарова по заведыванию Отделом систематики и географии высших растений. В дальнейшем он возглавил отдел. В 1934 г. ему была присуждена ученая степень доктора биологических наук по совокупности работ без защиты диссертации, а 29 IX 1943 Б. К. был избран членом-корреспондентом АН СССР.

Общее собрание АН СССР в 1938 г. избрало Б. К. Шишкина директором Ботанического института, и этот пост он занимал в течение 11 лет. С момента избрания его директором крупнейшего академического института и вплоть до 1950 г., когда он оставил этот пост по его личной просьбе, основная работа его заключалась в организации и научном руководстве работами Ботанического института. Одновременно он продолжал руководить Отделом систематики и географии института, и эту работу он продолжал до последних дней своей жизни.

Б. К. руководил институтом в исключительно трудный период. В годы Великой Отечественной войны сильно поредели кадры сотрудников института, вражеская бомба разрушила оранжереи и погибли почти все растения закрытого грунта, научный персонал института был в эвакуации в течение почти трех лет. В послевоенные годы восстановление института потребовало большого труда, поистине героических усилий со стороны его сотрудников и прежде всего со стороны руководства института во главе с его директором.

В 1943 г. Б. К. был переизбран директором института на новое пятилетие. Спустя два года скончался президент Академии наук В. Л. Комаров, и заведывание Отделом систематики Ботанического института полностью перешло к Б. К. Подобно тому как в Томском университете Б. К. Шишкин преемственно унаследовал кафедру ботаники от таких выдающихся флористов, как С. И. Коржинский, В. В. Сапожников и П. Н. Крылов, так и в стенах Академии наук СССР он стал преемником таких крупнейших систематиков и флористов, какими были Д. И. Литвинов, Б. А. Федченко и В. Л. Комаров.

В этот послевоенный, наиболее плодотворный период его деятельности Б. К. наряду с административной работой вел большую исследовательскую работу особенно в области систематики Гвоздичных и Зонтичных и большую редакторскую работу, значение которой так же трудно переоценить.

Б. К. описал новые роды и десятки новых видов, внес значительные изменения в систему изучавшихся им семейств; интересы его в области систематики растений были чрезвычайно широки, достаточно вспомнить, что ему принадлежат авторские обработки во многих томах «Флоры СССР» общим объемом около 100 авторских листов. Список работ Б. К. превышает двести названий.

Будучи наиболее авторитетным специалистом в области флористики и систематики растений, Б. К. участвовал в составлении нескольких региональных флор, редактировал второе издание «Флоры Западной Сибири» и «Флору Туркмении», «Флору БССР», «Флору Средней Сибири» М. Г. Попова, «Флору Забайкалья», «Определитель растений Башкирии» и другие местные «Флоры». Он завершил редактирование «Флоры Западной Сибири» и в течение многих лет, будучи уже в Ленинграде, продолжал редактирование «Систематических заметок гербария Томского университета»; бóльшая часть томов собрания сочинений В. Л. Комарова вышла в свет также под его редакцией. Он редактировал отдельные издания «Флоры» Маевского, выпуски популярной серии Академии наук СССР и многие другие отдельные издания, всего свыше ста томов. На Б. К. лежало также редактирование серийных изданий, публикуемых Отделом систематики, он вел «Труды Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, серия I. Флора и систематика», «Ботанические материалы Гербария» (с VII тома), «Список растений гербария флоры СССР» (с IX выпуска). В 1938—1945 гг. он был ответственным редактором журнала «Советская ботаника».

В 1948 г. Б. К. был избран заместителем главного редактора «Ботанического журнала» (акад. В. Н. Сукачева), а с 1949 г. и до конца своих дней был членом редакционной его коллегии. Как автор Б. К. опубликовал в журнале описания новых видов гвоздичных и зонтичных и нового вида сложноцветных — *Cirsium komarovii*, дискуссионную статью «К вопросу о видообразовании» и персоналии. В 1959 г. на страницах «Ботанического журнала» им был поднят вопрос об участии советских ботаников в издании «Флоры Европы» и отмечено 200-летие ботанического сада в Кью.

Имя Б. К. Шишкина как автора, организатора и редактора навсегда связано с монументальным тридцатитомным изданием «Флора СССР» — изданием, не имеющем себе равных в мировой ботанической литературе нашего времени. Под его редакцией вышли 2-й, 3-й, 6-й, 7-й и, начиная с 10-го, все последующие тома «Флоры СССР».



Борис Константинович Шишкин



Елизавета Ивановна Штейнберг и ее учитель профессор Порфирий Никитич Крылов, под руководством которого она выполнила свои первые научные работы.

В течение многих лет Б. К. вел большую преподавательскую работу. Начав в вузах Тбилиси, Б. К. продолжил ее в Томске, возглавив в 1925—1931 гг. кафедру ботаники Томского университета; в 1945—1958 гг. он заведовал кафедрой систематики растений Ленинградского университета. Б. К. подготовил к научной и педагогической работе многих аспирантов и докторантов, под его руководством проходили аспирантуру молодые специалисты из Китайской Народной Республики и других социалистических стран; особенно много его учеников работает сейчас в научных учреждениях филиалов АН СССР и в академиях наук союзных республик.

Б. К. всегда вел большую общественную работу. В 1947—1950 гг. он был депутатом Ленинградского областного Совета депутатов трудящихся. В течение почти двадцати лет, с 1946 г., он был вице-президентом Всесоюзного ботанического общества и всегда принимал самое активное участие в повседневной работе общества и в руководстве его деятельностью.

Б. К. Шишкин неоднократно представлял советскую ботаническую науку на различных международных конгрессах и совещаниях. Его имя широко известно среди зарубежных систематиков и флористов. Он был избран членом Эдинбургского ботанического общества, одного из старейших ботанических обществ. Редакция издающейся в Англии «Флоры Европы» пригласила его занять пост редактора-консультанта по флоре СССР. В самые последние годы Б. К., несмотря на преклонный возраст, совершил две большие заграничные поездки, принимал участие в работах международных конгрессов и проводимых при этом экскурсиях.

За свою многолетнюю плодотворную научную и общественную деятельность Б. К. был удостоен правительственных наград, ему были вручены Орден Ленина, два ордена Трудового Красного Знамени, медали «За оборону Ленинграда», «За доблестный труд в Великой Отечественной войне 1941—1945 гг.» и медаль «К 250-летию Ленинрада».

Бесконечно жаль, что неумолимая смерть унесла из наших рядов Бориса Константиновича Шишкина, одного из крупнейших ботаников Советского Союза, отличного педагога и общественника, прекрасной души человека. Ни сухой послужной список, ни перечисление личных качеств человека, принятые в некрологах, никогда не передадут того обаяния, той атмосферы душевной доброты, той совершенно исключительной личной скромности, которые были неизменно присущи Борису Константиновичу и которые останутся навсегда в нашей благодарной памяти.

М. С. Яковлев и *Л. А. Смирнов.*

ЕЛИЗАВЕТА ИВАНОВНА ШТЕЙНБЕРГ

(24 IV 1884—3 II 1963)

3 февраля 1963 г. в Ленинграде скончалась кандидат биологических наук Елизавета Ивановна Штейнберг, старейший член Всесоюзного ботанического общества, в течение многих лет старший научный сотрудник Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР и член редколлегии «Ботанического журнала».

Елизавета Яновна (Ивановна) Штейнберг родилась 24 апреля 1884 г. в Эстонии в крестьянской семье. Среднее образование она получила в Везенбергском городском училище и в Ревельской женской гимназии, которую окончила в 1905 г. После двух лет педагогической работы Е. И. поступила на Высшие женские Бестужевские курсы в Петербурге; это был трудный для нее период, когда ей пришлось одновременно учиться и работать.

Следующие годы своей жизни Е. И. провела в Томске, где училась и работала под руководством выдающегося флориста, профессора Томского университета П. Н. Крылова.

Вскоре Е. И. избрала ботанику своей специальностью. С 1914 г. она работала в Ботаническом музее Академии наук, который в дальнейшем, в 1932 г., слился с Ботаническим садом в единый Ботанический институт. В Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (БИНе) Е. И. проработала до 1958 г., до своего ухода на пенсию. Но и в течение последующих пяти лет она была теснейшим образом связана и с Ботаническим институтом и со Всесоюзным ботаническим обществом и с «Ботаническим журналом».

Почти 50 лет своей жизни, почти полвека, отдала Е. И. служению ботанической науке. Ученая степень кандидата биологических наук была присвоена Е. И. без защиты диссертации.

С 1938 г. Е. И. работала в должности старшего научного сотрудника Ботанического института в Отделе систематики и географии высших растений, исполняя обязанности куратора Сибирского гербария; параллельно с основной работой она вела в течение ряда лет большую преподавательскую работу на кафедре ботаники Ленинградского университета (с 1918 по 1920 г.) и в Петергофском научно-исследовательском естественнонаучном институте (с 1920 по 1931 г.).

Особо следует отметить большую экспедиционную деятельность Елизаветы Ивановны.

В 1916 г. в качестве сотрудника ее учителя, крупнейшего флориста проф. П. Н. Крылова, Е. И. изучала высокогорные луга Кавказа. В 1926 г. она участвовала в степной экспедиции Томского университета в Минусинском крае. В 1927, 1928 и 1929 гг. занималась изучением лугов в районе Кисловодска. В 1931 г. в качестве начальника северного отряда Южно-Сибирской флористической экспедиции АН СССР она изучала флору Алтая с целью выявления полезных дикорастущих растений, в частности эфироносов. В 1932, 1933 и 1934 гг. Е. И. изучала флору Кольского полуострова. В 1937 г. совершила поездку в Киргизский Алатау, где в природных условиях изучала алколоидоносные аконитумы. В 1938 г. изучала флору Узбекистана, проводя полевые исследования в Заилийском лесничестве, заповеднике Гуралаш и в Бабатаге. Последнюю свою экспедицию Е. И. совершила в 1939 г. в Западный Тянь-Шань, в высокогорном заповеднике Аксу-Джебаглы она провела большую работу по сбору люцерн. Е. И. Штейнберг как бы продолжила прекрасную традицию выдающихся русских, женщин ботаников-путешественниц Ольги Федченко и Елизаветы Буш, многие годы своей жизни отдавших изучению труднодоступных горных районов Средней Азии и Кавказа.

В 1941—1944 гг., в тяжелые дни Великой Отечественной войны и блокады Ленинграда, Е. И. отказалась от эвакуации. В числе немногих сотрудников БИНа, оставшихся в осажденном городе, она отдавала все свои силы сохранению научных ценностей Ботанического института, оказывала помощь раненым бойцам в лазаретах, участвовала в ликвидации разрушений после вражеских бомбардировок, в восстановлении Института. Как участница героической обороны Ленинграда она была награждена двумя медалями — «За оборону Ленинграда» и «За победу над Германией» и орденом «Знак почета» в связи с 220-летием Академии наук СССР.

Е. И. внесла достойный вклад в науку, опубликовав свыше 20 работ, ее перу принадлежат обработка многих родов (*Acontium* и другие) и обработка семейства *Onagraceae* во «Флоре СССР».

Особое место в жизни Е. И. занимает ее многолетняя работа в Ботаническом обществе и «Ботаническом журнале», работа беспримерная по ее значению и по ее длительности, выполнявшаяся на общественных началах. Вступив в члены Ботанического общества в 1920 г., Е. И. вскоре приняла на себя большую ответственную работу по «Журналу Русского ботанического общества» (ныне «Ботанический журнал»). С 1922 г. и в течение многих лет Е. И. была ответственным секретарем журнала, активным помощником его редактора. 40 лет своей жизни отдала она на благо нашего печатного органа, на благо Ботанического общества, и не будет преувеличением сказать, что работа с «Ботаническим журналом» была главным содержанием ее научной деятельности. В течение многих лет Е. И. была членом редакционной коллегии «Ботанического журнала» и активным членом Совета Всесоюзного ботанического общества; буквально ни одно заседание Совета Общества не обходилось без ее участия.

Работа Е. И. с «Ботаническим журналом» была повседневной и самой скрупулезной; участие в работе редколлегии, помощь редактору в работе с рукописями, работа с авторами, чтение корректур, проверка библиографических данных — все это входило в круг ее общественных обязанностей. И надо было видеть, как радовалась Е. И. успехам журнала, появлению той или иной особо интересной статьи, налаживанию своевременного выхода журнала в свет и как огорчалась она, как тяжело переживала отдельные неудачи, случавшиеся в нашей работе. Трудно было бы переоценить ее высокую требовательность к научному содержанию и техническому оформлению печатного органа Ботанического общества.

Самое светлое воспоминание оставила о себе Е. И. и как человек, как сотрудник и товарищ по работе. Неизменно благожелательная, отзывчивая, добрая, всегда готовая помочь человеку в любом затруднении, она пользовалась всеобщей любовью и уважением. Люди такого склада не умирают, частицу своего я, высокую культуру труда, традиции научной требовательности, обстоятельности, стремление в своей работе к совершенству они передают окружающим и в этих традициях они как бы снова живут с нами и среди нас.

Скромный труженик Елизавета Ивановна Штейнберг навсегда ушла от нас, но ее жизненный подвиг, ее личный пример будут всегда помогать нам, воодушевлять нас в нашей научной и научно-общественной работе, в нашей общей созидательной деятельности.

М. С. Яковлев и *Л. А. Смирнов.*

(Получено 23 III 1963).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

ЕВГЕНИЙ ГРИГОРЬЕВИЧ БОБРОВ

(к 60-летию со дня рождения и 40-летию научной деятельности)

В 1962 г. исполнилось 60 лет со дня рождения и 40 лет научной деятельности профессора, доктора биологических наук, члена Национального комитета советских биологов Евгения Григорьевича Боброва.

Е. Г. родился 17 февраля 1902 г. в г. Твери (ныне г. Калинин). Высшее образование он получил в Ленинградском государственном университете (ЛГУ), где в 1925 г. окончил биологическое отделение физико-математического факультета по специальности география и систематика высших растений (с представлением квалификационной работы «Деревья и кустарники Афганистана»).



Уже будучи студентом, с 1920 г., Е. Г. начал серьезно интересоваться ботаникой, участвуя в работах Петергофской биологической станции университета. В 1921—1922 гг. он работал в составе экспедиции Главного ботанического сада в б. Череповецкой губернии, а в 1923 г. был зачислен препаратором Гербария Главного ботанического сада. В 1926 г. Е. Г. был переведен на должность ассистента, а затем старшего научного сотрудника. В 1926—1929 гг. он прошел сверхштатную аспирантуру на географическом факультете ЛГУ по специальности «ботаническая география», представив диссертацию под названием «Растительность гор Большие Балханы». В этой весьма содержательной работе впервые получили детальную характеристику как флора, так и растительный покров своеобразного горного хребта северо-западной Туркмении. В 1927 г. он был назначен на должность старшего ассистента по курсу «систематика растений» при кафедре географии географического факультета университета. Е. Г. принимал активное участие в ботанических экспедициях в Поволжье, Башкирию и Туркмению. В 1935 г. ему была присуждена ученая степень кандидата биологических наук (без защиты диссертации). В 1941 г. Е. Г. защитил диссертацию на тему «Виды клеверов СССР», получив степень доктора биологических наук. В 1950 г. ему было присвоено ученое звание профессора по специальности «систематика и география цветковых растений». Следует заметить, что работа Е. Г. о клеверах является единственной обстоятельной и основанной на глубоком изучении обширнейшего материала сводкой по отечественным клеверам. В ней он дал заново переработанную классификацию рода *Trifolium*, установил 2 новые секции и описал 61 вид (в том числе 3 новых вида), подробно охарактеризовал виды клевера со стороны их практической значимости, а также осветил вопросы эволюции рода и происхождение культурного клевера. В 1937—1938 гг. Е. Г. исполнял обязанности директора Ботанического института АН СССР и ответственного редактора журнала «Советская ботаника». В годы

Великой Отечественной войны Е. Г. вместе с другими сотрудниками института находился в Казани, где, несмотря на исключительно трудные условия жизни и научной деятельности, написал одну из самых интересных своих работ, а именно «Об особенностях флоры эрратической области». В послевоенное время все свои стремления и силы Е. Г. направляет на работу с «Флорой СССР», на ее скорейшее окончание. Основным направлением научной деятельности Е. Г. и явилось его активнейшее участие во «Флоре СССР» с самого начала этого грандиозного коллективного труда (1932—1933 гг.) и до его окончания (1962—1963 гг.). Здесь Е. Г. выступил не только в качестве бессменного ученого секретаря редакции, одного из ведущих авторов и редактора, но и как выдающийся организатор научного коллектива советских ботаников — авторов «Флоры СССР». Для этого издания Е. Г. обработал сем. *Ephedraceae*, ряд родов злаков (*Leucopoa*, *Festuca* — совместно с В. И. Кречетовичем и др.), трибу *Coryleae*, сем. *Santalaceae*, род *Adonis*, сем. *Capparidaceae*, сем. *Leguminosae* (роды *Melilotus*, *Trifolium*, *Caesalpinia*, *Lagonychium*, *Pisum*, *Falcata*, *Glycine*, *Phaseolus*), сем. *Geraniaceae* и *Zygophyllaceae* (все за исключением р. *Zygophyllum*), сем. *Monotropaceae*, *Globulariaceae*, *Morinaceae*, *Dipsacaceae*. По некоторым родам и семействам нашей флоры Е. Г. является широкоизвестным специалистом.

Имея большой опыт издательской работы Е. Г. редактировал «Определитель растений Молдавской ССР» (автор Т. С. Гейдеман), томы 6-й и 10-й «Избранных сочинений» акад. В. Л. Комарова, книгу «От Аптекарского огорода до Ботанического института» и многие другие издания.

Как флорист-систематик, Е. Г. всегда твердо придерживается историзма в этой области, который получил наибольшее выражение в современном аспекте «классического» морфолого-географического метода. Этот современный аспект выступает теперь как естественное развитие известного, более старого аспекта («вид есть морфология, помноженная на географию») и определяется так: «вид есть эволюционная морфобиология, помноженная на историческую географию». Руководствуясь этими принципами, Е. Г. и написал целый ряд трудов. Выше мы уже упоминали о его работе «Об особенностях флоры эрратической области». Идеи, положенные в основу этого исследования, были более широко развиты им в более поздней работе, опубликованной в 1961 г. под названием «Интрогрессивная гибридизация во флоре Байкальской Сибири». В обоих случаях автор ставил себе целью объяснить пространственное выражение гибридизации в связи с условиями палеогеографического прошлого тех или иных территорий, показать «гибридное смешение видов», связанное с палеогеографическими условиями. Как раз Байкальская Сибирь — горная страна, расположенная на стыке трех флористических областей, пережившая на протяжении четвертичного периода несколько смен растительного покрова, — представляет собой особо благоприятную арену с обилием местообитаний (ниш), где гибридные потомки растительных видов могли найти для себя место. На многочисленных примерах, относящихся к березам (р. *Betula*), лиственницам (*Larix*), бубенчикам (*Adenophora*) и многим другим растениям Е. Г. убедительно показал большую достоверность концепции «гибридного смешения видов» в условиях Байкальской Сибири. Его сообщения по этому вопросу были восприняты с большим интересом как у нас, так и за рубежом (Е. Г. сделал доклад на эту тему в 1961 г., находясь в научной командировке в Венгрии). В настоящее время он продолжает расширять свои интереснейшие исследования в этой области.

Е. Г. предпринял смелое и глубокое исследование истории учения о расе и рядах (сериях) в свете его значения для филогенетической систематики высших растений. Блестяще аргументировав выдвигаемые им положения, Е. Г. восстановил историческую правду и показал приоритет русских ученых в этом важном вопросе. Е. Г. является едва ли не лучшим у нас знатоком истории отечественной ботаники. Его перу принадлежат многие чрезвычайно интересные труды в данной области. Напомним читателям такие из них, как «К истории написания Флоры СССР», «Ботанические результаты исследований русских ученых в Центральной Азии», сообщения по истории нашего института, помещенные в издании «От Аптекарского огорода до Ботанического института», публикации, посвященные Линнею в связи с 200-летием выхода в свет «Species plantarum», и многие другие.

Е. Г. всегда старался связать свою научную работу с практикой народного хозяйства СССР. Он много внимания и сил отдал изучению и практическому применению клеверов (видов р. *Trifolium*), донников (*Melilotus*) и других кормовых трав, занимался сорными, лекарственными и другими, имеющими народнохозяйственное значение растениями. Е. Г. присуждена медаль Всесоюзной сельскохозяйственной выставки. Велика его роль в подготовке кадров молодых специалистов, в особенности для ботанических учреждений союзных республик и отделений Академии наук СССР. За выдающиеся труды в области науки Е. Г. награжден правительством Советского Союза Орденом Ленина, орденом Трудового Красного Знамени и медалями.

В настоящее время Е. Г. полон широких творческих замыслов. Он считает, что с окончанием «Флоры СССР» им исполнен долг перед советской общественностью, поручившей ему одну из самых ответственных ролей в этом труде, если не самую ответственную. Ведь прежде всего благодаря самоотверженной тридцатилетней работе Е. Г. мы имеем в настоящее время законченную «Флору СССР». Первая «Флора России», была, как известно, написана Ледебуром более чем 100 лет назад. Новую «Флору» нашей страны мы получили только теперь, в результате длительного труда большого

коллектива советстких ботаников, среди которых Е. Г. сыграл выдающуюся роль.

Только тот, кто сам вел редакторскую работу над столь сложными по тексту изданиями, как «Флора СССР», может понять и оценить тот колоссальный труд, который был проделан Е. Г. Стоит только вспомнить что каждый из 30 томов «Флоры СССР» он должен был прочитать пять раз (чтение авторских рукописей, подчас изобилующих всевозможными ошибками, а иногда и просто «нечитаемых», чтение рукописей после переписки на машинке, проведение двух корректур и чистых листов книги). Наша «scientia amabilis» стала для Е. Г. «scientia saeva». С окончанием «Флоры» Е. Г. намеревается полностью отдаться разработке интересующих его проблем ботаники.

Пожелаем нашему дорогому юбиляру многих лет жизни, здоровья и новых творческих успехов, направленных на развитие отечественной ботаники.

И. Т. Васильченко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 XII 1962).

ОЛЬГА МИХАЙЛОВНА ТРУБЕЦКОВА

(к 60-летию со дня рождения)

10 октября 1962 г. исполнилось 60 лет со дня рождения известного советского физиолога, доцента Ольги Михайловны Трубецковой, одного из самых любимых и уважаемых преподавателей Биолого-почвенного факультета Московского университета (МГУ), на кафедре физиологии растений которого О. М. работает уже более 30 лет.



О. М. окончила в 1925 г. Пермский университет, где в то время преподавал А. А. Рихтер, известный своим пристрастием к тонким экспериментам и особенно строгим критическим подходом к методике и оценке получаемых результатов. Эти качества, свойственные Рихтеру, в полной мере передались и О. М. Трубецковой, которая впоследствии воспитала их у своих многочисленных учеников.

Научная и педагогическая деятельность О. М. после окончания университета неразрывно связана с именем Д. А. Сабинина, вместе с которым она работала почти непрерывно с 1926 до 1948 г., сначала в Перми, а с 1932 г. — на кафедре физиологии растений Московского университета. О. М. стала ближайшим помощником Сабинина, которому он безраздельно доверял и к мнению которого внимательно прислушивался.

Период совместной работы Сабинина и Трубецковой оказался исключительно плодотворным. О. М. очень много сделала для экспериментального обоснования идей Сабинина о роли корневой системы в жизнедеятельности растений и для дальнейшего развития этих идей. Результаты ее опытов позволили совершенно по-новому осветить целый ряд сторон корневого питания. Так, Трубецковой доказано, что содержание ионов в пасоке может быть значительно выше, чем в наружном растворе и что скорость подачи с пасокой элементов минерального питания не зависит от скорости подачи воды. На основе этих фактов было выдвинуто представление о наличии в живых клетках поглощающей зоны корня двух относительно независимых процессов — одностороннего тока воды и тока ионов и сделан следующий вывод большого принципиального значения: поглощение элементов минерального питания основано не на пассивном засасывании корневой системой ионов вместе с водой, а представляет собой активный процесс, обусловленный жизнедеятельностью растения.

В 1937 г. О. М. Трубецковой было присвоено звание доцента и без защиты диссертации присуждена ученая степень кандидата биологических наук.

В своих более поздних работах, развивая представление об активной деятельности корневых систем по снабжению надземных органов, О. М. детально исследовала суточный ход подачи с пасокой питательных веществ. Изучение суточной периодичности деятельности корневой системы поставило перед ней вопрос о причине этой периодичности, а следовательно, и вопрос о механизме выделения веществ из живых клеток коры корня в сосуды ксилемы, о механизме плача растений. Ряд полученных О. М. чрезвычайно интересных данных определенно указывает на существование тесной зависимости между суточной ритмичностью роста корня, с одной стороны, и суточной ритмичностью плача и подачи с пасокой минеральных и органических веществ, с другой. Эти данные делают весьма вероятным, что в основе процесса выделения веществ из живых клеток коры корня в сосуды ксилемы лежит переход этих клеток из фазы деления в фазу растяжения, сопровождающийся ослаблением способности протоплазмы удерживать воду и абсорбированные вещества (внешним выражением чего является также и вакуолизация протопласта). Как мы видим, исследования Трубецковой затрагивают крайне важные и вместе с тем еще очень малоизвестные нам стороны жизнедеятельности корневой системы; эти исследования открывают новые подходы к изучению механизма плача растений, к установлению взаимосвязей между деятельностью корневых систем и надземных органов. О. М. является одним из пионеров изучения физиологии корневой системы, т. е. как раз того раздела физиологии, которому в последние годы уделяется так много внимания.

О. М. Трубецкова вместе с Д. А. Сабининым очень много сделала для постановки преподавания и организации научно-исследовательской работы на кафедре физиологии растений МГУ. В значительной степени благодаря ее усилиям и большому педагогическому опыту эта кафедра всегда отличалась высоким уровнем подготовки специалистов.

В настоящее время О. М., продолжая интенсивную исследовательскую работу, ведет малый и большой практикумы по физиологии растений, читает спецкурсы по минеральному питанию и водному режиму растений, руководит дипломными и курсовыми работами. Она уделяет много внимания научно-методическим вопросам, совершенствованию программ практических занятий. В период подготовки к переезду МГУ в новые здания на Ленинских горах О. М. возглавила на кафедре работы по подготовке наглядных пособий. Недавно ею совместно с С. С. Баславской завершено составление нового руководства к практическим занятиям по физиологии растений, которое находится в печати.

После смерти Сабинина О. М. приложила немалые усилия для издания его капитальных трудов «Физиологические основы питания растений» и «Физиология развития растений».

За годы своей многолетней работы О. М. подготовила целый отряд специалистов. Ее воспитанники, работающие на всей территории Советского Союза, относятся к ней с чувством глубокого уважения. Это чувство вызвано не только тем, что она является высокоэрудированным физиологом, талантливым педагогом, но и ее качествами как человека — исключительной принципиальностью, бескорыстностью, скромностью, душевным благородством, настоящей, беспредельной преданностью науке. В этом смысле О. М. представляет прекрасный пример для обучающейся у нее молодежи.

В связи с ее славным юбилеем хочется пожелать Ольге Михайловне дальнейшей плодотворной деятельности и новых, больших успехов.

В. Н. Жолкевич и *Ю. Л. Цельникер.*

Москва.

(Получено 26 IX 1962).

ХРОНИКА

ЗАДАЧИ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ НА ЛЕСОТУНДРОВОМ СТАЦИОНАРЕ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА АН СССР

За последние 5—6 лет появился ряд работ, посвященных изучению северной полосы древесной растительности — полосы или пояса северных редкостойных лесов. В этих работах отмечается оригинальность, своеобразие этой полосы как по общим физико-географическим процессам, протекающим в ней, так и по особенностям растительного и почвенного покровов, животного мира и т. д. В связи с особенностью природных условий этого пояса утверждается взгляд на него, как на самостоятельный пояс, отличный от полосы настоящей тайги и от полосы тундры. При таком выделении этот пояс или полоса называется по разному: лесотундра (Норин, 1957, 1961), тундролесье (Васьковский, 1958), предтундровые редколесья или северные редколесья (Пармузин, 1958, 1959а, 1959б, 1961), гипоарктический широтный пояс (Юрцев, 1961), но объем понятия и границы пояса очень близки. Такой взгляд на полосу северных редколесий не нов. В опубликованных в 1947 г. схемах районирования СССР (Лупинович, 1947; Лесков, 1947) выделялась зона лесотундры, объем и границы которой совпадают в общих чертах с ныне выдвигаемыми. Большинством же геоботаников и ботанико-географов лесотундра толковалась и толкуется как переходная подзона между зонами тундры и тайги и выделяется на основании ее ландшафтных особенностей, заключающихся в более или менее закономерном чередовании на ее территории участков редколесий и тундровых участков.

Если согласиться с мнением, что лесотундра — это чисто ландшафтное представление, даже более того, чисто зрительное восприятие мозаичного чередования лесных и тундровых участков, где контактируются лесные и тундровые сообщества, не оказывая существенного влияния и не изменяя принципиально друг друга, то нужно прийти к утверждению, что она существует лишь на севере европейской части СССР, Западной Сибири, на Таймыре и отдельными участками к западу и востоку от р. Лены. В таком случае лесотундра даже не может толковаться как подзона, а должна считаться частью кустарниковой подзоны тундры с экстразональными включениями лесных островов или частью северотаежной подзоны с такими же включениями участков тундр, и тогда будет совершенно логичным отнесение северной лесотундры к зоне тундры, а южной — к таежной зоне, что и делает В. Н. Андреев (1932, 1935, 1954). Такое узкое понимание лесотундры, естественно, сильно сужает и ее географические границы — сплошного циркумполярного распространения ее нет. Отождествление лесотундровых сообществ с лесными или с тундровыми приводило к тому, что они классифицировались по принципам классификации или лесной растительности, или тундровой.

Если же установить, что в зоне контакта лесных и тундровых сообществ, т. е. в полосе лесотундры, эти сообщества существенно влияют друг на друга, т. е. принципиально изменяются, то нужно прийти к утверждению существования особых лесотундровых сообществ. В таком случае лесотундра не может быть ограничена только полосой чередования на территории «лесных» и «тундровых» участков, ее границы значительно расширяются и нужно говорить уже о лесотундровой (или северной редколесной или гипоарктической) зоне, или поясе, в зависимости от масштаба и глубины изменения взаимодействий растений и сообществ и специфичности физико-географических процессов на ее территории. Изменится и подход к классификации лесотундровых сообществ.

Решение этой проблемы имеет не только чисто теоретическое значение, как склонны думать некоторые, но оно определяет направление и формы самых различных исследований в полосе лесотундры, подход и проведение многих хозяйственных мероприятий в ее районах.

Исходя из этих предпосылок, лабораторией растительности Крайнего Севера СССР Ботанического института АН СССР с 1960 г. были начаты стационарные многолетние исследования в лесотундре на северо-востоке Коми АССР (в районе ст. Сивая Маска Северной ж. д.). Данный район выбран потому, что здесь на очень небольшом протяжении существует довольно резкий переход от северотаежных группировок к лесотундровым и далее к тундровым (ерниковым тундрам), что дает возможность сравнения поведения растений в этих различных группировках, сравнения структур и сложения группировок, характерных для различных подзон растительности.

Основное направление работ стационара — углубленное комплексное изучение типичных растительных группировок лесотундры и южной тундры, т. е. изучение взаимоотношений компонентов растительных группировок и самих группировок на фоне динамических процессов среды. Конечная цель этого исследования — разработка принципов классификации растительных группировок лесотундры.

Прежние классификации растительности лесотундры основывались лишь на общих представлениях, полученных при экспедиционных маршрутных методах исследования, а не на углубленной характеристике растительных сообществ, среды и взаимодействий между ними, а между тем многие вопросы классификации можно решить только после проведения ряда работ в стационарных условиях, необходимо детальное изучение структуры и динамики растительных группировок разного ранга. Изучение взаимоотношений компонентов этих группировок неизбежно предполагает исследование экологии, физиологии, биохимии, морфологии отдельных растений, а также условий среды, в которой и через которую происходят взаимодействия растений.

Нами проводится стационарная, в том числе и экспериментальная, работа по установлению эдификаторного значения отдельных групп растений (мхов, деревьев, кустарников) в лесотундровых группировках. Понятие об эдификаторе как растении (или синузии), господствующем в данном сообществе, диктующем условия существования всем остальным компонентам фитоценоза, создающем особый режим среды в нем, отличный от соседних участков (Сукачев, 1928, 1957 и др.; Раменский, 1938; Лавренко, 1947, 1959), мало применимо к господствующим видам в северных редколесных (также и в ерниковых) группировках. Здесь более велико значение влияний на растения и их группировки общих природных условий, чем значение и влияния фитосреды. В редколесьях и в ерниковых тундрах нет такой эдификаторной синузии, которая одновременно воздействовала бы на все физиологически действующие режимы среды как в подземной, так и в надземной части ценоза в такой же мере, как, например, эдификатор лесных сообществ — древесная синузия, которая одна в основном изменяет все режимы в той или иной степени. Для лесотундровых группировок, вероятно, характерна полиэдификаторность.

На решение этого вопроса направлен ряд исследований на стационаре. В типичных растительных группировках лесотундры заложены серии экспериментальных площадок, на которых после удаления влияния тех или иных компонентов растительного покрова изучается изменение жизнедеятельности оставшихся видов и синузий (энергия роста, изменение соотношений между видами и синузиями и др.). Ведутся микроклиматические наблюдения (температура и влажность воздуха и почвы на разных высотах и глубинах, скорость ветра) в разных сообществах, синузиях, по разным элементам микрорельефа в течение всего периода вегетации. В этих же условиях исследуется надземная и подземная биомасса, ведется изучение морфологического и анатомического строения надземных и подземных частей растений, суточной и сезонной динамики водного режима растений (транспирация, обводненность листьев, концентрация клеточного сока и др.), изучается динамика микрофлоры почв, окислительно-восстановительного потенциала по генетическим горизонтам почвы, уровня мерзлоты и т. д.

Изучение эдификаторной роли отдельных групп растений в лесотундровых сообществах тесно связано с исследованием комплексности и мозаичности — характернейшего явления растительного покрова Севера. В редколесных, кустарниковых (тундровых) и болотных группировках существует пространственно быстрая смена нижних ярусов. На протяжении нескольких десятков метров сменяется ряд доминирующих кустарничковых синузий; еще более резко, на протяжении нескольких метров, меняются доминирующие синузии мохового и лишайникового покровов (при общей бедности набора этих синузий и однообразии их видового состава). Полное же выявление основных особенностей древесного или кустарникового (в тундрах) ярусов возможно лишь на таких больших площадях, что при этом нижние ярусы будут совершенно разнородны. Поэтому чисто формальное выделение фитоценозов в природе по однородности строения древесного (или кустарникового) яруса приводит к объединению в одном сообществе самых разнородных группировок нижних ярусов; при выделении же сообществ по однородности нижних ярусов не выявляются основные особенности верхних ярусов. Практическое разделение фитоценозов в природе, выделение ассоциаций, осложняется еще и тем, что мозаика горизонтального распределения группировок мохово-лишайникового яруса не связана с неравномерностью сложения древесного и кустарникового ярусов. В значительной степени такую независимость от древесного яруса проявляют и группировки кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов. Подобная структура растительных группировок является внешним выражением их полиэдификаторности.

Изучение этой комплексности и мозаичности наряду с изучением эдификаторной роли отдельных групп растений совершенно необходимо для установления объема основной классификационной единицы растительности в лесотундре и тундре.

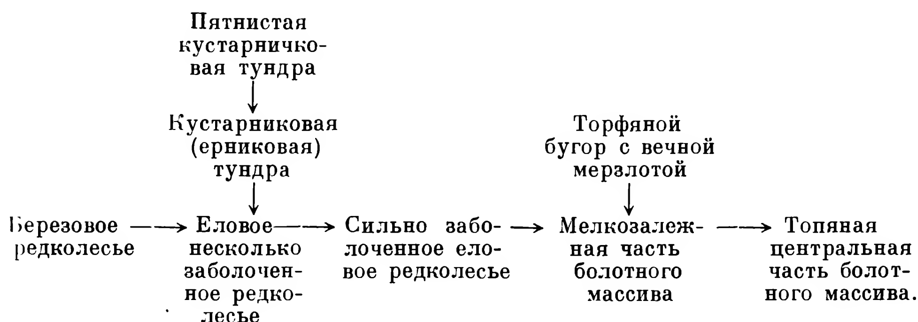
Многие исследования на стационаре прямо или косвенно содействуют разрешению этой задачи, в том числе и перечисленные уже работы по изучению эдификаторного значения ряда растений. Кроме того, изучается структура растительного покрова — картируются площадки небольших размеров, закладываются трансекты протяженностью от нескольких метров до нескольких километров с учетом размещения по ним

или отдельных растений, или синузий, или еще более крупных группировок; изучается динамика различных форм микрорельефа. Исследование строения растительных группировок разного ранга поможет при определении объема минимальной основной классификационной единицы растительности.

В 1962 г. начаты работы по картированию растительности района стационара, которые в дальнейшем пойдут параллельно с картированием почвенного покрова. Но уже с первого года проведение этих работ тормозится неразработанностью ряда основных положений, о которых частично говорилось выше. В частности, нужно выделить характерные, индикаторные растительные группировки для лесной, лесотундровой и тундровой полос (в пределах этого района и шире); нужно четко отграничить заболоченные лесные, лесотундровые и тундровые группировки от болотных; нужно разработать понятия комплексности и мозаичности для классификации группировок редколесий и ерниковых тундр; необходимо, наконец, определить объем и границы основной единицы растительности в условиях лесотундры и тундры. Только при решении этих вопросов возможно будет составление карты растительности.

Решая общую задачу классификации растительности в лесотундре, геоботаники неизбежно должны заняться в какой-то степени решением таких проблем, давно стоящих перед тундроведами, как проблема безлесия тундры и динамики северной границы древесной растительности, проблема различий тундровых и болотных местообитаний и фитоценозов, проблема жизненных форм северных растений, проблема так называемой физиологической сухости тундровых местообитаний и др.

Многие особенности процесса формирования тундровых и лесотундровых болот, их стратиграфии, структуры растительного покрова, особенностей сочетания в нем растительных группировок разного ранга, биологические свойства составляющих их растений, взаимосвязи между растениями в болотных группировках и между ними и средой обитания, и ряд других вопросов продолжают оставаться слабо или совсем неизученным. Пристальное изучение тундровых и лесотундровых болот на стационаре диктуется необходимостью установления четких критериев для разграничения понятий «тундра» и «болото» — природных явлений, очень часто весьма близких по флористическому составу и структуре их растительного покрова. На стационаре углубленно изучаются современный растительный покров некоторых болотных массивов (флористический состав и состав основных жизненных форм болотных группировок, их структура, запасы надземной и подземной биомассы, биология основных ценозообразователей — прохождение фенофаз, семенное и вегетативное возобновление, подземные органы и пр.) и условия среды, в которых развивается та или иная группировка (микроклимат, водный и тепловой режимы почвы, реакция среды, химический состав почвы и т. п.). Площадки для наблюдений представляют как бы звенья единого экологического ряда с постепенным нарастанием избыточного увлажнения, в котором по единой методике болотоведами изучается одна часть этого ряда, а тундроведами — другая (см. схему).



Такое изучение дает возможность сравнить полученные результаты и проследить характер изменений под влиянием нарастания степени избыточного увлажнения, влекущего за собой не только те или иные изменения в составе группировок, но и перестройку последних. Результаты этого изучения не только позволят классифицировать болотные растительные группировки и местообитания, но и дадут критерии для отличения болотных от тундровых и лесотундровых группировок и местообитаний.

Тундра и лесотундра — зоны избыточного увлажнения (при небольшом количестве осадков еще более малое испарение, связанное с низкими температурами почвы и воздуха). Однако существует почти общепризнанное мнение о малой доступности для растений Арктики этой избыточной влаги, теория физиологической сухости тундровых местообитаний, основывающаяся на факте широкого распространения на Севере растений ксероморфного облика и на общебиологической закономерности снижения активности деятельности корневых систем при понижении температуры. На теории физиологической сухости основываются гипотезы ряда исследователей о безлесии тундры: при резком несоответствии между поступлением и испарением воды (зимой, весной или летом) наступает гибель деревьев (Kihlman, 1890; Иванов, 1925; Wigge, 1927; Город-

ков, 1929, 1935, 1938; и многие другие — см. Тихомиров, 1962). Такое же несоответствие должно существовать, но в меньшей степени, и у всех других растений. Но это почти общепризнанное мнение о малой доступности для растений Арктики избыточной влаги экспериментальным путем не доказано, а в последнее десятилетие теория физиологической сухости тундровых местообитаний подвергается серьезной критике (Дадыкин, 1952; Зворыкин и Чепурко, 1960) или же ставится под сомнение (Тихомиров, 1956, 1962).

В связи с тем, что постановка наблюдений над водным и температурным режимом растений на Севере важна не только для решения вопроса о физиологической сухости тундровых местообитаний, но и для выявления экологии растений Севера и вместе с этим для понимания и объяснения закономерностей взаимоотношений растений в сообществах тундры и лесотундры, эта работа включена в план исследований и проводится на стационаре с 1960 г. Для изучения усвоения воды растениями собирается материал о закономерностях распределения корневых систем растений, проведены наблюдения за активностью подачи воды в корневые системы, исследуется суточная и сезонная динамика содержания влаги в листьях растений, динамика концентрации клеточного сока. Изучение расхода воды растениями осуществляется путем учета транспирации и методом почвенных испарителей. Данные наблюдения проходят при параллельном изучении среды обитания и в первую очередь водного и температурного режимов почвы и воздуха.

Завершением основных работ на стационаре, где объединятся все главные выводы исследований, явится классификация растительности района стационара (и карта растительности) с обобщениями, касающимися принципов классификации растительности лесотундры, а также будут разработаны биологические основы освоения лесотундровых территорий.

Таковы задачи и основные направления исследований на лесотундровом стационаре Ботанического института АН СССР.

В работах на стационаре постоянно участвует небольшая группа сотрудников: геоботаники-тундроведы Б. Н. Норин и А. Е. Катенин, геоботаники-болотоведы Н. Г. Солоневич и М. С. Боч, геоботаник-эколог А. Т. Рахманина, геоботаник-морфолог Т. Г. Полозова, почвовед А. В. Друзин. Временно работали флористы О. В. Ребристая и В. В. Петровский, геоботаник В. М. Понятовская, морфолого-анатом В. В. Василькова, морфолог И. В. Жуйкова, микологи Б. П. Васильков и Б. А. Томилин и студенты ЛГУ геоботаник Л. Н. Широкова и микробиолог Ю. Ф. Крастин.

Литература

Андреев В. Н. (1932). Подзоны тундры Северного края. Природа, 10. — Андреев В. Н. (1935). Растительность и природные районы восточной части Большеземельской тундры. Тр. Полярн. комисс., 22. — Андреев В. Н. (1954). Растительный покров Восточноевропейской тундры и мероприятия по его использованию и преобразованию. Диссерт., БИН АН СССР, Л. — Васьковский А. П. (1958). Новые данные о границах распространения деревьев и кустарников — ценозообразователей на крайнем северо-востоке СССР. Матер. по геол. и полезн. ископ. северо-востока СССР, 13. — Городков Б. Н. (1929). Безлесье тундры. Природа, 3. — Городков Б. Н. (1935). Растительность тундровой зоны СССР. — Городков Б. Н. (1938). Растительность Арктики и горных тундр СССР. Растительность СССР, I. — Дадыкин В. П. (1952). Особенности поведения растений на холодных почвах. — Зворыкин К. В. и Н. Л. Чепурко. (1960). О «физиологической сухости» тундровых местообитаний. Вопросы географии, 48. Охрана природы, биогеография. — Иванов Л. А. (1925). О водном режиме древесных пород зимой. Изв. Ленингр. лесн. инст., XXXII. — Лавренко Е. М. (1947). Об изучении эдификаторов растительного покрова. Сов. бот., 1. — Лавренко Е. М. (1959). Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. В кн.: Полевая геоботаника. Под ред. Е. М. Лавренко и А. А. Корчагина. — Лесков А. И. (1947). Европейско-Сибирская кустарниковая (лесотундровая) область. Берингийская кустарниковая (лесотундровая) область. Тр. Комисс. по естеств.-историч. районир. СССР, II, 2. Геоботаническое районирование СССР. — Лупинович И. С. (1947). Основные таксономические единицы районирования и их обоснование. Тр. Комисс. по естеств.-историч. районир. СССР, I. — Норин Б. Н. (1957). Место лесотундры в системе растительных зон и проблема выделения лесотундрового типа растительности. Тез. докл. Делегатск. съезда Всес. бот. общ. (май 1957), IV, секц. флоры и растит., 2. — Норин Б. Н. (1961). Что такое лесотундра? Бот. журн., 1. — Пармузин Ю. П. (1958). О системе таксономических единиц физико-географического районирования. Научн. докл. высшей школы. Геолого-географ. науки. — Пармузин Ю. П. (1959а). Своеобразие ландшафтов северного редколесья Восточной Сибири. Уч. зап. Латвийск. гос. унив., XXXI. IV Всес. совещ.. по ландшафтовед. в Риге. — Пармузин Ю. П. (1959б). Северное редколесье Восточной Сибири как ландшафтная зона. Матер. I совещ. географов Сибири и Дальнего Востока (Иркутск, 18—24 IX 1959), I, тезисы докладов. — Пармузин Ю. П. (1961). Северные редколесья Сибири как группа ландшафтных зон. Вестн. Московск. унив., сер. V (География), 3. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплек-

сное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Сукачев В. Н. (1928). Растительные сообщества. (Введение в фитосоциологию). —Сукачев В. Н. (1957). Общие принципы и программа изучения типов леса. В сб.: Методические указания к изучению типов леса. — Тихомиров Б. А. (1956). Влияние растительности на летнее оттаивание вечной мерзлоты. Докл. по общему мерзлотоведению. — Тихомиров Б. А. (1962). Безлесье тундры, его причины и пути преодоления. — Юрцев Б. А. (1961). К характеристике подзоны северотаежных лиственничников в западной части бассейна р. Яны. В сб.: Материалы по растительности Якутии. — Kihlman A. O. (1890). Pflanzenbiologische Studien aus Russisch Lapland. Acta soc. pro fauna et flora fennica, VI, 3. — Wigge K. (1927). Die Tundra als Landschaftsform.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Академии наук СССР, Ленинград.

Б. Н. Норин, Н. Г. Солоневич, М. С. Боч, А. Т. Рахманина, А. Е. Катенин.

(Получено 28 XII 1962).

БОТАНИЧЕСКИЕ ЭКСКУРСИИ ПО РУМЫНИИ

Летом 1962 г. автор настоящего сообщения принимал участие в Четвертом Геоботаническом совещании, созванном секцией ботаники Общества натуралистов и географов Румынии и посетил луговой стационар в горах Фагараш, опытную станцию, а также участки степной растительности и островного леса в степи в Добрудже. Кроме того, нам удалось познакомиться с работой Института биологии Академии наук, Бухарестского ботанического сада, Ботанического института при Университете и Центрального научно-исследовательского института сельского хозяйства Румынии.

Совещание происходило в юго-западной части страны, в области Банат. Задачей совещания являлось ознакомление его участников с богатейшей флорой, растительностью и хозяйством этой наиболее интересной области страны. Кроме того, специалисты разных профилей должны были разработать планы наиболее рационального комплексного использования земель, растительных ресурсов и охраны природы этой области.

Своеобразие природных условий, богатство растительных ресурсов, многоотраслевое хозяйство области Банат и прикладное направление совещания привлекли к нему внимание. В нем приняло участие около 100 человек. Среди них были систематики и флористы как по высшим цветковым, так и по споровым растениям, экологи, геоботаники, преподаватели высших учебных заведений, практики—агрономы и лесоводы, а также партийные и хозяйственные работники. Единственным гостем из-за рубежа был представитель СССР.

Совещание носило необычный характер. Оно открылось 21 июля в г. Оршова, расположенном на Среднедунайской низменности, и закончилось 31 июля в г. Тимишоара на притиссинской равнине. На его открытие значительная часть участников совещания прибыла на автобусах из г. Бухареста, проехав около 500 км через области Мунтения и Олтения. Затем, все последующие дни, участники совещания непрерывно передвигались из района в район, осматривая природные и хозяйственные объекты, обсуждали слышанное и виденное и выносили решения, послужившие в дальнейшем основой для разработки комплекса мероприятий по наиболее рациональному использованию и улучшению территории, растительного покрова, а также по охране природы. По области Банат от г. Оршова мы проехали еще около 700 км, и в процессе осмотра местности ежедневно проходили пешком многие километры.

Докладов было немного, большая же часть объяснений происходила при осмотре многочисленных объектов. В обсуждении всех вопросов принимало участие большинство присутствующих.

На открытии совещания первое слово получил представитель от райкома партии т. **Пушкашу,** давший хозяйственно-экономическую характеристику района Оршова, с которого начинался осмотр области Банат. Затем обстоятельный доклад об истории изучения природных условий, флоры и растительности Банат сделал ботаник **П. Попеску.** Об основных задачах геоботаников Румынии в связи с современным положением сельского и особенно луго-пастбищного хозяйства страны рассказал проф. **Г. Ангел.** О современном состоянии исследований в этой области, использовании растительных ресурсов и организации защиты природы доложил проф. **Бужорян.** Все заседания вел проф. **И. Тарнавский,** председатель секции ботаники Общества натуралистов и географов Румынии.

Позднее в горах Семеник, на высоте 1450 м над. ур. м., куда участники совещания поднялись на фуникулере с высоты 900 м, они слушали доклад луговода **З. Самоиле** «О стационарных исследованиях на сенокосах и пастбищах области Банат». Затем были осмотрены луговые стационарные участки в горах, а через несколько дней и на притиссинской равнине.

В горах Семеник сделала свой доклад «О луговой растительности Советской Прибалтики» и автор настоящих строк, проведшая сравнительный анализ природных условий и луговой растительности Прибалтики и верхних лесных поясов гор Банат.

На заключительном заседании 31 июля в г. Тимишоара были утверждены предварительно обсужденные планы комплексного использования и улучшения земель и растительных ресурсов, а также охраны природы области Банат.

За 11 дней совещания были осмотрены растительность лесов, лугов, песков, болот, засоленных почв, сельскохозяйственные угодья и заповедные участки различных природных зон и поясов.

По окончании совещания ученые, приехавшие из Бухареста и близлежащих к нему городов, вернулись другой дорогой, через южню часть Трансильвании, осмотрев по пути богатейший дендрарий в пос. Симерии. После совещания мне была предоставлена возможность ознакомиться с луговым стационаром в горах Фагараш и остатками степной растительности в Добрудже.

Остановимся кратко на главнейших особенностях природных условий, флоры и растительности Банат и других виденных нами областей Румынии.

Область Банат расположена в юго-западной части страны, на границе с Югославией и Венгрией и внутренними областями Кришаны, Мунтения и Олтения, в пределах координат 44°27′—46°26′ с. ш. и 20°15′—22°43′ в. д. На юге она ограничена р. Дунаем, на севере р. Муреш, на западе р. Тиссой и на востоке Трансильванскими горами. Площадь области 21 800 км² (примерно около 1/10 части всей страны).

Климат области переходный от центральноевропейского к средиземноморскому. Среднегодовая температура 10—12°, в горах 8—9°, а в южной части, на равнине (в г. Оршова), поднимается до 11.7°. Количество осадков колеблется от 500 до 1100 мм в год.

Рельеф очень разнообразен. Низменности и равнины довольно резко переходят в предгорья и горы высотой до 2230 м над ур. м.

На низменностях и равнинах распространены обыкновенные и деградированные (выщелоченные и оподзоленные) черноземы. Встречаются солонцы и солончаки (70 000 га). Вдоль медленно текущих рек и в горных депрессиях развиты глеевые, торфяно-глеевые и торфяные почвы. Для холмистых предгорий и нижнегорных поясов характерны плодородные бурые лесные почвы. В высокогорьях, выше 1200 м над ур. м. распространены горно-лесные бурые щебнистые почвенные разности.

Флора Банат очень богата и разнообразна и характеризуется обилием редких и эндемичных видов. Она насчитывает 2100 видов, составляющих 2/3 растений флоры Румынии. Не менее разнообразна и растительность. Господствующим типом являются леса, ксеротермные на равнинах и в предгорьях, и мезофильные в средне- и высокогорных поясах. В долинах рек, кроме тополевых лесов и ивовых зарослей, вдоль русла Дуная встречаются бордюры из аморфы. Не редки небольшие участки дубрав из *Quercus robur*. Для среднедунайской низменности и равнины характерны леса из карпиницы (*Carpynus orientalis*), дубравы из *Quercus pubescens*, *Q. ceris* и *Q. frainetto*. Для предгорий типичны смешанные дубравы из *Quercus frainetto* (=*Q. conferta*), *Q. ceris*, *Q. sessiliflora*) а выше распространены чистые дубравы из последнего вида дуба. Над поясом дубовых лесов простирается самый широкий лесной пояс Румынии — буковый, поднимающийся в области Банат до высоты 1650 м над ур. м. В поясе буковых лесов рассматриваемой области встречаются участки пихтового леса (массив Марила в горах Анина, в районе Оравица) с посадками *Picea excelsa*, *Pinus silvestris* и *Larix europaea*.

Выше букового пояса поднимается пояс еловых лесов, отсутствующий в так называемых металлических горах. В заповеднике «Домуглед» и еще в 2—3 местах области Банат на высоте около 900 м над ур. м. сохранились участки леса из *Pinus nigra*.

Степи первичные и вторичные, возникшие на месте сведенных дубрав, в настоящее время сохранились только в заповедниках и на каменистых склонах, не пригодных для распахивания. Участочек степи с преобладанием *Stipa pulcherrima*, *St. jonannis* и *Festuca valesiaca* был нами осмотрен на юго-восточном 15—20°-м карстовом склоне, на высоте 500 м над ур. м., на территории Коммуны Карашова в районе Решицы.

В Заповеднике «Домуглед» имеются степные участки с преобладанием *Carex humilis* и *Festuca xanthina*. На эродированных склонах предгорий встречаются участки бородачевых степей, а на более глубоких почвах — остепненные луга или луговые степи с преобладанием *Chrysopogon gryllus*, *Festuca valesiaca* и *Carex humilis*. Последние под влиянием сенокошения и выпаса переформировываются в горные луга с господством *Agrostis vulgaris* (=*tenuis*), *Festuca rubra* и *Chrysopogon gryllus* и разнотравьем.

Мезофильная луговая растительность развита в долинах рек, в верхних лесных поясах и безлесных высокогорьях. Доминируют в травостоях луговые растения широкораспространенные и на лугах РСФСР и многих стран Средней Европы. В долинах рек преобладают *Lolium perenne*, *Poa pratensis*, *Festuca pratensis*, *Agrostis vulgaris* и др. На высокогорных лугах широкое распространение имеют *Agrostis vulgaris*, *Festuca rubra*, *Nardus stricta*, *Deschampsia flexuosa* и др. На осмотренных нами в горах Семеник двух торфяничках со слоем торфа около 4 м господствующими растениями были *Carex vesicaria*, *C. inflata* и *Sphagnum acutifolium*. Рядом, на менее обводненном участке, преобладали *Eriophorum vaginatum*, *Nardus stricta* и *Festuca rubra* и с тем же видом сфагнума. На слегка засоленных песках одного из островов Дуная, близ сел. Молдова Веке, нами были встречены не сформировавшиеся сообщества с участием *Tragus racemosa*, *Poa bulbosa*, *Goniolimon tatarica*, *Dianthus pontidere*, *Onobrichys arenaria*, *Kochia prostrata*, *Artemisia austriaca*, *Allium atroviolaceum* (=*rotundum*), *Viola pseudo-*

violacea, *Carex stenophylla*. На низменной части Притиссинской равнины (в районе опытной станции Ловрин) сформирован покров из *Festuca pseudoovina* с участием *Puccinellia distans*, *Camphorosma ovata*, *Paliurus pannonica*, *Hordeum maritimum*, *Bupleurum tomentosum* и *Statice gmelini*.

Вне области Банат, в Мунтении, в горах Фагараш, мы познакомились с луговой растительностью на стационарных участках известного румынского ботаника Е. Н. Пушкару-Сорочану. Они охватывают высоты от 400 до 2450 м над ур. м. На некоторых из них наблюдения ведутся уже 23 года. В долине р. Арчеж исследования проводятся ею на лугу с преобладанием ассоциации Agrostis tenuis (=vulgaris)+Poa pratensis. Кроме того, заложены участки: на высоте 400—600 м над ур. м. на склонах в ассоциациях Andropogon ischaemum+Festuca pseudovina и Festuca pseudoovina+Agrostis tenuis; на высоте 800 м — в травостое *Agrostis tenuis*; на высоте 1600 м в травостое того же вида (здесь находится высший предел его распространения); на уровне 1800м в травостое *Nardus stricta*; на высоте 2000 м в ассоциации Festuca supina+Nardus stricta (на верхнем пределе распространения последнего), на той же высоте в ассоциации Festuca supina+Agrostis rupestris+Nardus stricta.

Основными направлениями исследований являются: зацелинение после очистки от древесно-кустарниковых пород (*Juniperus nana*, *Pinus mughus*); изучение динамики видового состава травостоя под влиянием различных циклов выпаса; изучение продуктивности природных травостоев укосным и зоотехническим методами; исследование питательности травы на основании химических анализов и данных об ее переваримости (опыты на животных); выяснение динамики видового состава растений на долгосрочных квадратах (20 лет); влияние поверхностного внесения минеральных и органических удобрений с подсевом и без подсева семян ценных кормовых трав (*Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *F. rubra*, *Poa pratensis*, *Lolium perenne*, *Arrhenatherum elatius*, *Trifolium pratense*, *T. repens*, *T. hybridum* (опыты на высоте 1800 м над ур. м.). Аналогичные стационарные исследования ведутся специалистами Центрального научно-исследовательского института сельского хозяйства в разных областях и горных системах Румынии.

Как уже упоминалось выше, луговые доминирующие растения являются обычными среднеевропейскими видами. Но не доминирующие луговые растения придают особый колорит, свойственный растительности южной и юго-западной Румынии и прилегающих к ней стран, а многочисленные виды древесных и кустарниковых пород, степного и лугового разнотравья, злаков и осок, часто встречающихся в небольшом обилии или даже единично и редко. Особенно богаты ими склоны и ущелья придунайских предгорий и, в частности, заповедник «Домуглед». В нем сосредоточено много редких и эндемичных видов средиземноморской, третичной, понтической и других флор.

В Румынии придают большое значение охране природы и заповеданию интересных природных объектов. В ней имеется 80 заповедных участков. Кроме названного выше заповедника «Домуглед», третичной флорой славится заповедник «Лимфия». Интересными растениями и сообществами богато карстовое ущелье Карашова. В Трансильвании охраняется участок под названием «Рыпа роши» со степной растительностью из *Stipa joannis*, *Festuca sulcata* и многими средиземноморскими видами. Близ г. Клуж есть заповедник остепненных лугов. В заповеднике «Лучина» охраняются заросли *Betula nana* и *B. warnstorfii*; в «Черманзан» — реликтовые растения торфяников *Sesleria coerulea* и *Carex davalliana*. В заповеднике «Пятра Крайне» оберегают *Hepatica transilvanica* и *Pulnica butcegi;* в «Ожижла», в дельте Дуная находятся пески с *Periploca graeca*, *Vitis* sp. и другими редкими растениями. «Слатиора» в Буковине является лесным заповедником, славящимся 500-летними буками, столетними сенокосами и богатейшей бриофлорой. В Восточных Карпатах, в заповеднике «Туцнат», оберегается единственное в Румынии озеро в кратере вулкана. Вместе с нами Румынскими ботаниками был выбран для заповедания еще один участок в Добрудже, «Гура Добруджа» со степной растительностью, островным лесом в степи и пещерами интересными в геологическом и археологическом отношении. То немногое, что сказано о заповедниках Румынии, указывает на большую любовь в этой стране к природе и понимание значения сохранения для будущих поколений исчезающих природных объектов.

Ряд других вопросов будет освещен нами в журналах «Животноводство», «Сельское хозяйство Северо-Запада» и «Известия АН СССР».

Считаю своим долгом поблагодарить секцию ботаники Общества натуралистов и географов и ее председателя, проф. Тарнавского, за любезное приглашение принять участие в Четвертом геоботаническом совещании. Кроме того, приношу глубокую признательность проф. Ангелу, предоставившему мне возможность ознакомиться со страной и ботаническими объектами в горах Фагараш и Добрудже, а также Е. Н. Пушкару-Сорочану, взявшей на себя тяжелый труд переводчицы и бывшей моей постоянной спутницей.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 9 XI 1962).

VOL. XLVIII № 5

MAY 1963

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Подписано к печати 7/V 1963 г. М-19281. Бумага 70×108 1/16. Бум. л. 5. Печ. л. 10 = 13.7 усл. печ. л. + 4 вкл. Уч.-изд. л. 13.74. Тираж 2885. Заказ 95.

1-я тип. Изд. АН СССР, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12.

ОБЪЯВЛЕНИЕ

Отделение биологических наук Академии наук СССР объявляет конкурс на соискание в 1963 г. золотой медали имени Д. Н. Прянишникова, присуждаемой советским ученым за лучшие работы в области питания растений и применения удобрений.

Срок представления работ — **не позднее 1 сентября 1963 г.**

Право выдвижения кандидатов на соискание золотых медалей и именных премий предоставлено:

научным учреждениям СССР и союзных республик, высшим учебным заведениям;

научным обществам, научным советам по важнейшим проблемам науки при АН СССР и других ведомствах;

действительным членам и членам-корреспондентам Академии наук СССР и академий наук союзных республик.

Организации и отдельные лица, выдвинувшие кандидатов на соискание золотой медали им. Д. Н. Прянишникова, должны представить в Отделение биологических наук АН СССР (*Москва В-71, Ленинский проспект, 14*) следующие документы и материалы:

а) опубликованную научную работу (серию работ), материалы научного открытия или изобретения в трех экземплярах (ранее премированные работы на конкурс не принимаются);

б) мотивированное представление, включающее научную характеристику работы, ее значение для развития науки и народного хозяйства, а также сведения об основных научных работах, открытиях, изобретениях автора.